annales de zoologie écologie animale

INSTITUT NATIONAL AGRONOMIQUE
PARIS-GRIGNON
CHAIRE d'AGRICULTURE
CENTRE DE GRIGNON

Trimestriel

1976

Vol. 8 . N° 3

inra

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

Ann. Zool.-Écol. anim. AZEAA8 (3):289-436 (1976)

AZEA8.3

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

149, rue de Grenelle, 75007 PARIS, Tél. : 551-41-09.

Directeur général : R. FÉVRIER

Directeur général adjoint : J. POLY

Inspecteurs généraux : E. BILIOTTI, R. BOUCHET, P. BOUVAREL, C. CALET, A. CAUDERON, G. FAUCONNEAU, G. JOLIVET, R. PÉRO, J. REBISCHUNG

Rédaction des Annales

Pour l'ensemble des Séries : J. POLY

Annales agronomiques.

— J. CHAUSSIDON, Chef du Département de Science du sol, C. N. R. A.
— L. GACHON, Chef du Département d'Agronomie, 63100 Clermont-Ferrand.
— M. HALLAIRE, Chef du Département de Bioclimatologie, C. N. R. A.

Annales de l'Amélioration des Plantes.

— M. RIVES, Chef du Département de Génétique et d'Amélioration des Plantes, I. N. R. A., 11, rue Jean-Nicot, 75007 Paris.

Annales de Phytopathologie.

— J. PONCHET, Chef du Département de Pathologie végétale, 06602 Antibes.

Annales de Zoologie - Écologie animale.

— E. BILIOTTI, Inspecteur général de la Recherche agronomique.

Annales de Zootechnie.

— A.-M. LEROY, Professeur honoraire à l'Institut national agronomique.
— A. RÉRAT, Chef du Département de Nutrition, C. N. R. Z.

Annales de Technologie agricole.

— P. DUPUY, Chef du Département de Technologie des Produits végétaux, 21034 Dijon Cedex.
— A. GUILBOT, Directeur de la Station de Biochimie et Physico-Chimie des Céréales et de leurs Dérivés C. E. R. D. I. A., Le Noyer-Lambert, 91300 Massy.
— B. L. DUMONT, Directeur du Laboratoire de Recherches sur la Viande, C. N. R. Z.

Annales de Biologie animale, Biochimie, Biophysique.

— C. THIBAULT, Directeur de Recherches à l'I. N. R. A., C. N. R. Z.

Annales des Sciences forestières.

— P. BOUVAREL, Inspecteur général de la Recherche agronomique, Chef du Département de Recherches forestières, C. N. R. F.
— J. PARDÉ, Directeur de la Station de Sylviculture et de Production, C. N. R. F.

Annales de Génétique et de Sélection animale.

— P. MÉRAT, Directeur de la Station de Génétique factorielle, C. N. R. Z.
— B. VISSAC, Chef du Département de Génétique animale, C. N. R. Z.

Apidologie (Revue franco-allemande, co-édition I. N. R. A.-Deutscher-Imkerbund).

— J. LOUVEAUX, Directeur de la Station de Recherches sur l'Abeille et les Insectes sociaux, 91440 Bures sur Yvette.

Annales de Recherches vétérinaires.

— P. LARVOR, Directeur de la Station de Physiopathologie de la Nutrition, Theix, Saint Genès Champanelle, 63110 Beaumont.

Annales d'Hydrobiologie.

— J. LECOMTE, Chef du Département d'Hydrobiologie, C. N. R. A.

ADMINISTRATION ET SECRÉTARIAT DE LA RÉDACTION

Service des Publications de l'I. N. R. A., route de Saint-Cyr, 78000 VERSAILLES, Tél. : 950-75-22

annales de zoologie écologie animale

Trimestriel

1976

Vol. 8 . N° 3

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

Reproduction, même partielle, interdite sans autorisation des auteurs
et de l'Institut national de la Recherche agronomique
à l'exception des résumés

Ann. Zool.-Écol. anim., 1976, 8 (3), 289-314.

ACTION DE L'EFFET DE GROUPE ET DE DEUX ANALOGUES DE L'HORMONE JUVÉNILE SUR *BREVICORYNE BRASSICAE* L. (HOMOPTÈRES, *APHIDIDAE*)

L. BONNEMAISON
avec la collaboration technique de M. KARADY

Station de Zoologie,
Centre national de Recherches agronomiques, I. N. R. A.,
Route de Saint-Cyr,
78000 Versailles

RÉSUMÉ

L' « effet de groupe » est plus actif sur les larves et, dans une moindre mesure, sur les adultes d'un clone anholocyclique de *B. brassicae* que sur ceux d'un clone holocyclique.

Le traitement topique des larves ou des adultes avec l'altozar ou le RZ 619 provoque une forte mortalité, une ou deux mues surnuméraires, l'atrophie des ailes et un important pourcentage de stérilité ; ces JHA agissent en moins de 24 heures et leur effet se manifeste pendant toute la durée de la reproduction.

INTRODUCTION

Une étude réalisée sur des aphides holocycliques (*Brevicoryne brassicae* L., *Myzus persicae* SULZ., *Dysaphis plantaginea* PASS.) a permis de conclure que la production des virginipares ailées était liée principalement à « l'effet de groupe » et à la maturité de la plante (BONNEMAISON, 1951).

Plusieurs espèces d'Aphides peuvent être holocycliques ou anholocycliques suivant leur répartition géographique et les deux formes coexistent parfois en un même lieu tant que des températures très basses n'anéantissent pas les individus anholocycliques : c'est le cas dans la région parisienne.

Les stades sensibles à l'effet de groupe diffèrent suivant les espèces ; quatre catégories, aux limites parfois très floues, peuvent être distinguées (BONNEMAISON, 1968) ; ces stades peuvent être :

1° Le premier ou les deux premiers stades larvaires mais non les adultes : *M. persicae* (BONNEMAISON, 1951), *Rhopalosiphum prunifoliae* FITCH. (NODA, 1958), *Therioaphis maculata* BUCKTON (TOBA *et al.*, 1967), *Aphis fabae* SCOP. (SHAW, 1970), *B. brassicae* (KAWADA, 1964, 1969 ; LAMB et WHITE, 1966).

2° Le 4e stade et l'adulte : *Megoura viciae* BUCKTON (LEES, 1967), *Pyrethromyzus sanborni* GILL. (KITZMILLER, 1950), *Sitobium granarium* KIRBY (NODA, 1961), *Acyrthosiphum pisum* HARRIS (BONNEMAISON, 1971, 1972).

3° L'adulte et les deux premiers stades larvaires : *Pergandeia craccivora* KOCH. (JOHNSON et BIRKS, 1960), avec une interaction des larves sur les mères : *B. brassicae* (BONNEMAISON, 1951).

4° L'adulte, dans des conditions très marquées d'effet de groupe : *D. plantaginea* PASS. (BONNEMAISON, 1951, 1958).

Au cours d'études faites de 1945 à 1950 sur des lignées holocycliques et anholocycliques de *M. persicae* récoltées en plein air aux environs de Paris, j'avais constaté que, dans des conditions expérimentales identiques, les lignées anholocycliques donnaient une plus grande proportion de morphes ailés que les lignées holocycliques (BONNEMAISON, 1951).

En combinaison avec l'effet de groupe, la photopériode et la température ont un rôle secondaire.

L'apparition des formes sexuées est liée à une courte photopériode et à la température (MARCOVITCH, 1924 ; BONNEMAISON, 1951 ; LEES, 1966 ; HILLE RIS LAMBERS, 1966). L'effet de groupe augmente la proportion des gynopares pour *M. persicae* et *D. plantaginea* ou des femelles sexuées pour *B. brassicae* (BONNEMAISON, 1968).

Les divers facteurs externes et l'effet de groupe interviennent vraisemblablement par voie hormonale. Il est couramment admis que le morphe aptère des Aphides est une forme néoténique, ce qui a incité divers auteurs à supposer que les *corpora allata* intervenaient dans la détermination des morphes aptères ou ailés (KENNEDY et STROYAN, 1959 ; JOHNSON, 1959 ; LEES, 1961, 1966).

Un des buts de cette note est de préciser les résultats différents fournis par l'effet de groupe sur un clone ayant une tendance accusée à l'anholocyclie et un clone holocyclique ; l'autre est d'indiquer l'action de deux régulateurs de croissance des Insectes, encore appelés substances mimétiques, juvénoïdes, inhibiteurs de développement ou analogues de l'hormone juvénile (JHA) sur les virginipares aptères (VA) ou ailées (VL), les mâles et les femelles de *B. brassicae*.

I. — MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les pucerons ont été élevés sur des feuilles de Chou vert récoltées en plein air et placées dans des cagettes en matière plastique transparente, le pétiole baignant dans l'eau ; ils étaient examinés tous les jours ou tous les deux jours et les feuilles étaient changées tous les deux ou trois jours.

Les cagettes étaient placées dans des étuves réglées à 20° et éclairées par des lampes fluorescentes pendant 16 ou 12 heures par jour.

Les expériences ont débuté avec 10 VA récoltés en plein air à Versailles à la fin du mois d'octobre 1974 ; ces pucerons ont été élevés isolément à 20° et à une scotopériode de 12 heures. A la première génération, 8 pucerons ont engendré des VA et 2 p. 100 de VL, 2 ont donné respectivement 30 VA et 1 mâle, et 42 VA, 1 mâle et 3 femelles. La descendance de ce dernier a été élevée

pendant 10 générations à 20° et à la scotopériode de 12 heures ; il a été relevé les formes suivantes dans les diverses générations : 2e : 15 p. 100 de ♂ ; 3e 12 p. 100 de ♂ et 3 p. 100 de ♀ ; 4e : 4 p. 100 de ♂ ; 5e : 8 p. 100 de ♂ ; 6e : 7 p. 100 de ♂ ; 7e : 8 p. 100 de ♂ ; 8e : 79 p. 100 de ♂ ; 9e : 11 p. 100 de ♂ ; 10e : 6 p. 100 de ♂. Contrairement à ce qu'il avait été observé avec une lignée holocyclique (BONNEMAISON, 1951), l'effet de groupe appliqué aux aptères à 20° et à la scotopériode de 12 heures n'a pas entraîné la production de gynopares ailées ou de femelles sexuées.

Le clone holocyclique a été créé avec une VA récoltée en plein air au début du mois de septembre 1975 ; ce puceron et sa descendance ont été élevés à 20° et à une scotopériode de 12 heures ; les femelles sexuées et les mâles sont apparus à la fin de la 2e génération soit 31 jours après le début de l'exposition à la scotopériode de 12 heures.

En parallèle avec ces deux clones principaux, des observations fragmentaires ont été faites sur quatre autres clones : deux clones anholocycliques et deux clones holocycliques.

Les expériences relatives à l'effet de groupe ont été réalisées avec des cellules en matière plastique, d'un diamètre intérieur de 6 mm et hautes de 3 mm, dont le couvercle était constitué par un grillage de laiton soudé sur le cylindre ; la cellule était appliquée sur la face inférieure des feuilles de Chou et maintenue en place par une petite pince. Il était déposé dans les cellules 6 VA adultes, ou 50 larves au 1er stade, 35 au 2e stade, 15 au 3e stade, 10 larves au 4e stade.

Deux substances analogues de l'HJ, préparées par les laboratoires Zoecon, ont été essayées :

— l'altozar ou éthyl (2 E, 4 E) 3, 7, 11 triméthyl-2,4 dodecadienoate, qui est actif contre divers Homoptères, Coléoptères et Lépidoptères ;

— le ZR 619, ou éthyl (2 E, 4 E) 11 méthoxy-3, 7, 11, triméthyl-2,4 dodécadiénéthiolate, actif contre divers Homoptères et Lépidoptères ; ce produit ayant donné des résultats légèrement moins intéressants que l'altozar, la plupart des essais ont été réalisés avec la première substance.

Le traitement topique était fait avec une gouttelette de 0,25 µl appliquée 16 à 24 heures après la mue sur la face dorsale des larves ou des adultes ; les pucerons étaient ensuite élevés, à 20°, aux scotopériodes de 8 ou de 12 heures et examinés tous les jours ; il était relevé le nombre des mues et, éventuellement, les anomalies morphologiques.

II. — EFFET DE GROUPE SUR UN CLONE PARTIELLEMENT ANHOLOCYCLIQUE OU HOLOCYCLIQUE

Des expériences antérieures (BONNEMAISON, 1951), réalisées avec *B. brassicae*, ont montré que des larves nouveau-nées engendrées par des VA isolées et élevées à 20-22° en surpopulation depuis la naissance jusqu'au dernier stade, étaient presque toutes aptères. Quand les VA étaient groupées dès la dernière mue et que leurs larves, séparées chaque jour de leur mère, étaient regroupées jusqu'au 3e stade, on obtenait en moyenne 8,5 p. 100 de VL. En revanche, quand les VA étaient groupées à partir de la dernière mue et que leurs larves, maintenues au contact de leur mère par périodes de 72 heures, étaient ensuite regroupées jusqu'au 3e stade, il était relevé un maximum de 74 p. 100 de VL les 9e et 12e jours après le début de la mise en surpopulation des mères.

Une autre expérience (BONNEMAISON, 1968), faite également avec un clone holocyclique, a montré que la production des larves alatiformes cessait dès que les adultes, groupés auparavant pendant 3, 6 ou 9 jours avec leurs larves, étaient élevés isolément et séparés de leur descendance toutes les 24 heures.

Au Japon, KAWADA (1964, 1969) a utilisé une lignée de *B. brassicae* ayant une forte tendance à l'anholocyclie : cette lignée, exposée à une scotopériode de 11 ou 12 heures et aux températures de 15, 17,5 ou 20°, a produit un faible pourcentage de femelles et un seul mâle (KAWADA, 1967). Il a élevé des larves nouveau-nées à des densités de 20, 40 et 60 larves par cellule de 0,36 cm² et à des photopériodes de 8, 12, 16 et 24 heures. Il a obtenu des pourcentages d'ailés d'autant plus importants que la densité était plus élevée. Des larves nouveau-nées ont été élevées aux densités de

5, 20 et 40 larves par cellule sous des scotopériodes de 0, 8, 12, 16 et 24 heures et aux températures de 15, 20 et 25°; les pourcentages d'ailés ont été plus importants aux scotopériodes de 12 et 16 heures qu'à celles de 0 et 8 heures et à la température de 15° qu'à celle de 20 et 25° (KAWADA, 1969 ; YASUE et KAWADA, 1969).

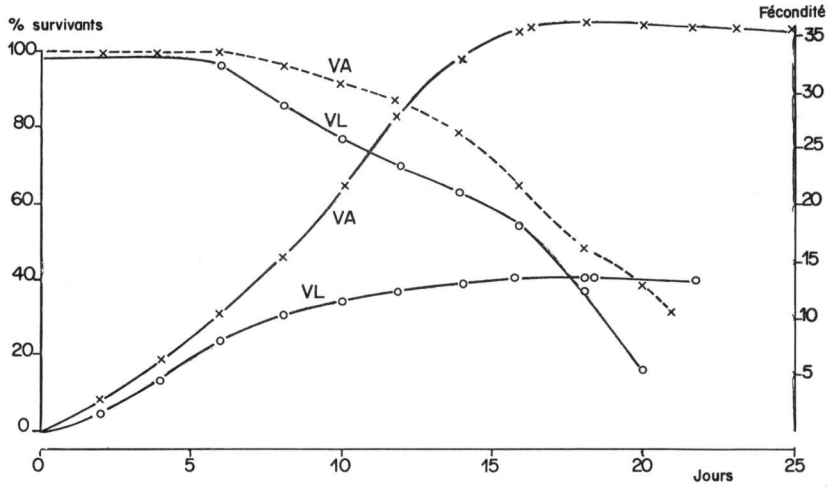

FIG. 1. — *Longévité et fécondité moyennes de VA et VL élevées en novembre, à 20° et à une scotopériode de 8 heures*

D'après KAWADA (1965), les aptères adultes mis en surpopulation pendant 72 ou 144 heures avec leurs larves, puis élevés en non surpopulation, ne produisent que 1 à 2 p. 100 de VL. Les larves mises en surpopulation 48 ou 144 heures après leur naissance à la température de 25° deviennent ailées dans la proportion de 28 p. 100.

En Australie, WHITE (1968) a élevé isolément ou en groupe des larves nouveau-nées produites par des VA maintenus en surpopulation ; il n'a relevé que des aptères dans le premier lot et 50 à 70 p. 100 de VL dans le second.

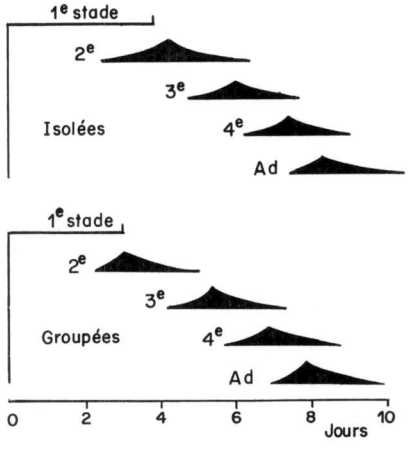

FIG. 2. — *Échelonnement des différents stades pour des larves élevées isolément ou en groupe à 20° et à une scotopériode de 8 heures*

Les expériences mentionnées dans cette note ont été faites avec le clone partiellement anholocyclique ou le clone holocyclique.

20 VA et 20 VL ont été élevées en novembre à 20° et à une scotopériode de 8 heures afin de déterminer la fécondité et la longévité des deux morphes (fig. 1) ; la longévité maximale et la fécondité moyenne ont été de 25 jours et de 35,1 larves pour les VA, de 22 jours et de 13,75 larves pour les VL.

WHITE (1968) a remarqué que les larves isolées de *B. brassicae* se développaient plus lentement que les larves groupées. Des larves du clone anholocyclique, âgées de 1 à 8 heures ont été élevées isolément ou en groupe (50 par cellule au 1er stade, 35 au 2e, 15 au 3e, 10 au 4e). Ainsi que le montre la figure 2, les mues ont débuté un peu plus tôt pour les pucerons groupés que pour les isolés ; cette accélération de la croissance s'est manifestée au cours des premier et deuxième stades mais elle ne s'est pas accrue par la suite.

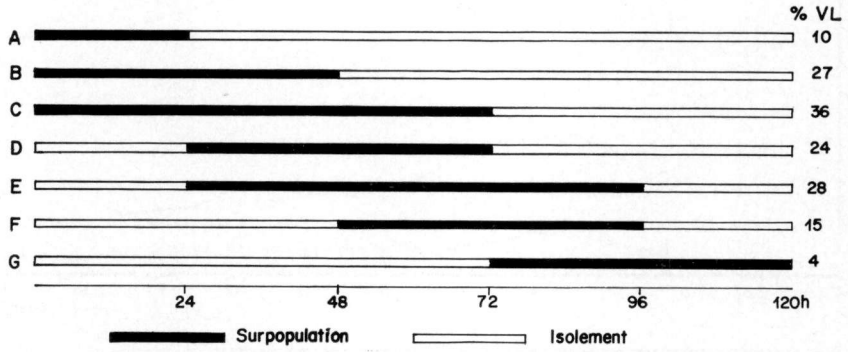

FIG. 3. — *Détermination de la période de sensibilité larvaire à l'effet de groupe du clone anholocyclique* (élevage à 20° et à une scotopériode de 8 heures)

Des larves pondues par des VA isolées du clone anholocyclique ont été groupées à raison de 50 par cellule pour les larves âgées de 1 à 48 heures et de 35 pour les larves âgées de 48 à 72 heures. On voit (fig. 3) que les larves sont sensibles à l'effet de groupe jusqu'à la 72e heure et que les pourcentages maximaux de VL sont fournis par l'effet de groupe appliqué de la naissance jusqu'à la 72e heure.

L'expérience suivante a été faite en novembre avec le clone anholocyclique en vue de préciser l'action de l'effet de groupe à la température de 20° et à la scotopériode de 8 heures sur les VA ou les VL adultes et sur les larves ; elle comprenait les 5 lots suivants (fig. 4) :

Lot A. — Des VA ont été élevées isolément dès leur naissance ; les larves étaient récoltées tous les jours, groupées par 50 dans des cellules pendant 72 heures puis dispersées sur les feuilles.

Lot B. — Des larves ont été élevées en surpopulation de la naissance jusqu'à la forme adulte ; les VA obtenues dans ces conditions ont été élevées isolément et leurs larves, récoltées toutes les 24 heures, étaient dispersées sur les feuilles.

Lot C. — Des VA ont été élevées isolément jusqu'à la dernière mue et groupées à 6 par cellule ; les larves étaient séparées toutes les 72 heures de leur mère et dispersées.

Lot D. — Des VA ont été élevées isolément jusqu'au 3e jour avant la dernière mue puis groupées à 10 par cellule jusqu'à la mue et ensuite à 6 VA par cellule ; les larves étaient séparées toutes les 72 heures de leur mère et dispersées.

Lot E. — Des larves alatiformes ont été groupées par 10 au début du 4e stade jusqu'au stade adulte ; les ailes ont été coupées et les VL ont été répartis à 6 par cellule ; les larves ont été groupées par 50 pendant 72 heures. La ponte s'est échelonnée sur 13 jours ; il a été dénombré 836 VA et 0 VL.

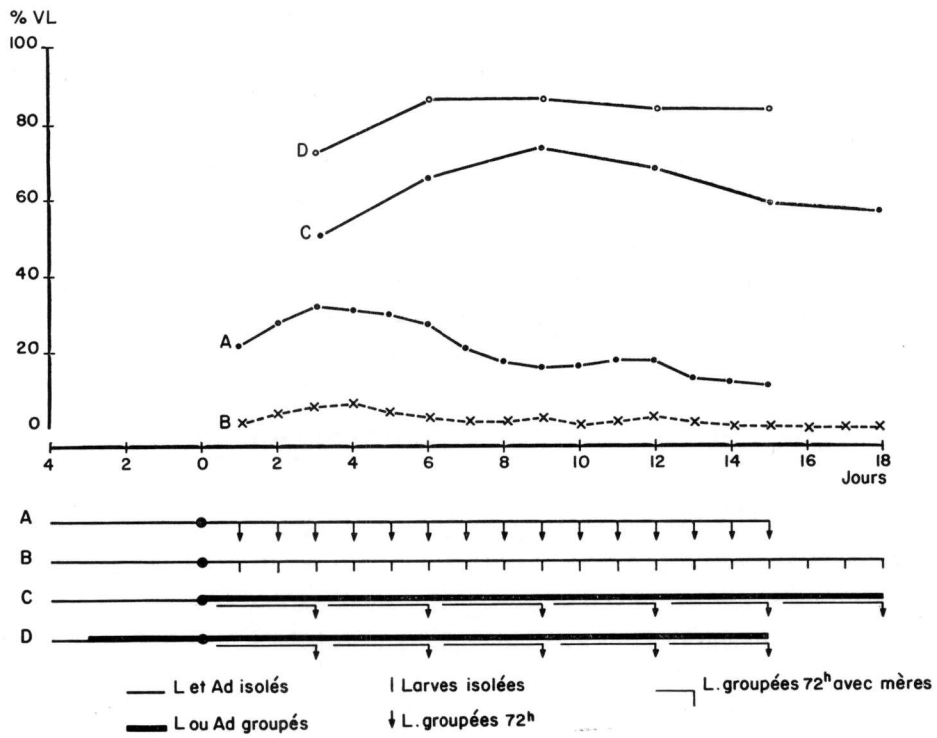

Fig. 4. — *Action de l'effet de groupe appliqué à 20° et à une scotopériode de 8 heures, sur les larves, les VA et leurs larves* (clone anholocyclique)

Cette expérience, ainsi que d'autres faites avec le clone anholocyclique (fig. 7 A, 10 D), permet de faire plusieurs remarques :

1° L'effet de groupe appliqué aux VL et à leurs larves ne donne pas de morphes ailés (lot E).

2° Les larves produites par des VA isolées et dont les larves sont groupées pendant 72 heures deviennent ailées dans la proportion moyenne de 22 p. 100 (lot A). Cette expérience a été répétée à plusieurs reprises au cours de l'année et les pourcentages de VL ont été irréguliers.

Dans une expérience faite en novembre, les larves étaient récoltées tous les jours à 17 heures (larves âgées de 1 à 8 heures) et à 8 h 30 (larves âgées de 1 à 15 h 30) ; elles étaient groupées à 50 par cellule pendant 72 heures. Les pourcentages de VL

ont été très importants durant les 9 premiers jours de ponte : en moyenne 40 p. 100 pour les larves groupées à l'âge de 1 à 8 heures et de 47 p. 100 pour l'autre lot.

Il semble qu'à la sensibilité propre aux clones anholocycliques ou holocycliques se superposent des sensibilités différentes suivant les lignées (races biologiques) et les particularités physiologiques de la plante-hôte qui varient suivant l'âge et la saison.

3° Les larves engendrées par des VA groupées pendant leur croissance larvaire puis isolées et laissées au contact de leur mère pendant 1 à 24 heures deviennent ailées dans une proportion infime (lot B).

4° Les larves groupées avec leur mère pendant 1 à 72 heures deviennent ailées dans la proportion de 51 p. 100 dès les 3 premiers jours de ponte (lot C).

5° L'effet de groupe appliqué aux géniteurs 3 jours avant la dernière mue augmente le pourcentage de VL dès le début de la reproduction (fig. 4 D, 8 B).

Les figures 8 A, B, C, indiquent les pourcentages de VL obtenus avec diverses expériences réalisées avec le clone holocyclique : on constate que le groupement des larves pendant 72 heures donne un pourcentage de VL beaucoup plus faible que dans le cas du clone anholocyclique.

Il n'y a pas de différences accusées entre les deux clones lorsque les VA sont groupées pendant 72 heures avec leurs larves ; les pourcentages de VL sont, en moyenne, un peu plus élevés avec le clone anholocyclique (fig. 4 C, D, 10 B, C et D) pour le clone anholocyclique (fig. 8 B, C), pour le clone holocyclique.

III. — ACTION DES ANALOGUES D'HORMONE JUVÉNILE SUR LES LARVES

Lees (1961, 1966) a traité topiquement divers stades larvaires aptériformes ou alatiformes de *M. viciae* avec une hormone extraite de l'abdomen des mâles d'*Hyalophora cecropia* L. ou avec l'isomère trans trans du farnesol. Les larves aptériformes, traitées à chacun des trois premiers stades, ont souvent eu une mue surnuméraire et présentaient les caractéristiques des VA adultes (pattes, queue, sensoria antennaires) ainsi que des particularités larvaires (plaque génitale non différenciée, canal génital fermé). Les larves traitées au 3e stade avaient, à l'état adulte, les pattes anormalement pâles et le pronotum non sclérifié. Le traitement des larves alatiformes au 3e stade a occasionné l'atrophie des ailes, mais le canal génital, la plaque génitale, la queue et les pattes n'étaient pas altérées ; le traitement des trois premiers stades n'a pas entraîné la disparition totale des ailes, ni celle des sensoria ou des ocelles.

Von Dehn (1963) a traité des larves d'*A. fabae* aux premier et deuxième stades avec du farnesol et a obtenu une forte réduction du pourcentage d'ailés.

White et Lamb (1968), White (1968) ont élevé des larves de *B. brassicae* sur un milieu synthétique recouvert d'une membrane de parafilm ; ils ont utilisé une hormone synthétique dont le composé le plus actif était le dihydrochloride de méthyl farnesate ; le produit était réparti sur le parafilm et les pucerons restaient au contact de l'hormone pendant 48 heures. Le traitement des larves aptériformes au 3e stade a provoqué une 5e mue pour 50 p. 100 des larves mais n'a pas eu d'effet morphologique. Les larves alatiformes traitées au 1er stade ont présenté une légère diminution du pourcentage d'ailés ; les larves traitées au 2e stade sont devenues des adultes ailés

qui se dégageaient difficilement de l'exuvie à la dernière mue. Le traitement des larves au 3e stade a provoqué des 5es mues et des atrophies alaires ; les ocelles ont rarement disparu.

NASSAR et STAAL (1971) ont signalé la remarquable efficacité de JHA sur *M. persicae*. HANGARTNER *et al.* (1971) ont enrayé, en serre, la multiplication d'*A. fabae* en pulvérisant une JHA sur la plante-hôte.

KUHR et CLEERE (1973) ont essayé 9 substances sur diverses espèces d'Aphides ; ils ont remarqué que certains produits n'étaient pas toxiques mais provoquaient des anomalies morphologiques, la diminution ou la suppression de la ponte.

L'effet des JHA sur les stades larvaires diffère suivant les espèces ; les plus sensibles sont, d'après l'action sur la reproduction, les premiers stades pour *B. brassicae* (WHITE, 1968), et *A. fabae* (HANGARTNER *et al.*, 1971), les 2e et 3e pour *M. persicae* (NASSAR et STAAL, 1971), le 3e pour *Macrosiphum euphorbiae* THOMAS (BENSKIN et PERRON, 1973), les 1er et 2e pour *Schizaphis graminum* RONDANI (NASSAR *et al.*, 1973, le début du 3e pour *Arcythosiphum pisum* HARRIS (HRDY *et al.*, 1975).

CLOUTIER et PERRON (1975) ont utilisé un mélange de dérivés du farnesoate sur des VA, des VL, des sexupares aptères, des gynopares ailées, des mâles et des femelles ovipares au 3e stade de *Macrosiphum euphorbiae ;* ils ont remarqué que la dose médiane effective était 7 fois plus élevée pour les mâles, et 1,5 fois pour les VL et gynopares ailées que pour les sexupares ou ovipares.

MEIER *et al.* (1975) ont essayé comparativement, sur les larves L 1 à L 4 d'*A. pisum* et d'*A. fabae*, 6 JHA : le ZR 512 et le ZR 619 de Zoecon, le Ro 10 4772 et le Ro 10 3108 d'Hoffmann-la-Roche, le CGA 14 715 et le CGA 13 353 de Ciba-Geigy ; la période sensible s'est terminée à la fin du 3e stade ; tous les produits ont donné des supralarves et, à l'exception du ZR 619, des stades intermédiaires.

A. — *Essais sur les larves aptériformes*

Les larves ont été traitées 24 heures après la mue avec les deux JHA à 0,125 ; 0,25 ; 0,50 ; 1,0 et 2,5 µg/larve. La mortalité a été de 100 p. 100 à la concentration de 2,5 pour les deux produits. A 1,0, 0,5 et 0,25, les pourcentages de mortalité pour les larves au 3e stade, ont été en moyenne de 60, 43 et 22 et ces traitements ont entraîné 16 à 50 p. 100 de 5e mue ; une faible proportion de pucerons ont pondu à 0,25 et 0,5 µg/larve.

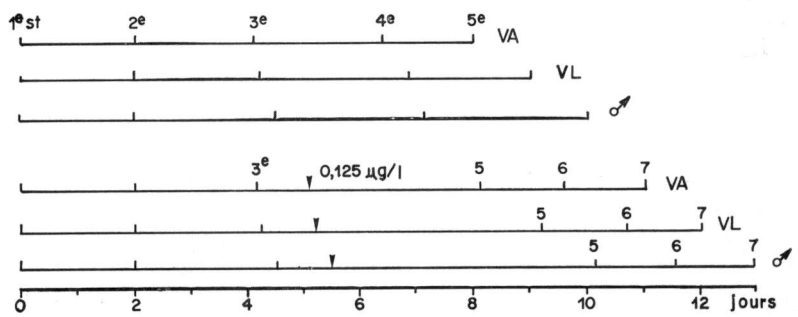

FIG. 5. — *En haut, durées moyennes du développement larvaire des VA, VL et mâles de* B. brassicae *à 20° ; en bas, durées moyennes du développement des mêmes morphes traités 24 heures après la 2e mue avec l'altozar à 0,125 µg/larve*

Les résultats les plus intéressants ont été fournis, à tous les stades, par le traitement à 0,125 µg/larve (fig. 5). Le tableau ci-dessous indique les pourcentages de mortalité le 3e jour après le traitement, de mues surnuméraires (5e et 6e) et de stérilité.

		Nombre	Pourcentages		
			Mortalité	Mues surnuméraires	Stérilité
RZ 619	1er stade	85	42	17	63
	2e stade	30	46	90	70
	3e stade	35	20	88 27 (1)	32
Altozar	1er stade	80	40	16	40
	2e stade	40	18	72	70
	3e stade	60	14	83	80

(1) 6e et 7e mues.

Des larves traitées au 1er stade avec 0,125 µg/larve ont commencé à pondre 10 jours après le traitement ; leurs larves, groupées à 50 par cellule sont devenues ailées dans la proportion de 6 p. 100.

Des larves ont été traitées avec les deux JHA au 1er stade puis au 4e ; il a été relevé 50 p. 100 de mues surnuméraires avec le RZ 619 et 80 p. 100 avec l'altozar ; les deux traitements successifs n'ont pas occasionné un pourcentage supérieur de 5es mues et n'ont pas donné de 6e mue ; ils n'ont pas augmenté de façon sensible la proportion de pucerons stériles. La fécondité des autres pucerons a généralement été importante, parfois supérieure à celle des témoins. Des larves traitées au 2e stade avec l'altozar ou au 3e avec le RZ 619 ont donné 2 et même 3 mues supplémentaires. Quelques pucerons ont vécu sans pondre jusqu'à 10 jours après la dernière mue.

TABLEAU I

Caractéristiques des VA normaux adultes ou au 4e stade et des Aphides traités topiquement aux 2e ou 3e stades

VA	Longueur corps	A/L	T/L	Queue
Adulte normal	1 953 ± 212	0,67 ± 5	0,52 ± 6	A
Nymphe 4e stade	1 742 ± 106	0,57 ± 3	0,48 ± 5	N
Traité 2e stade 0,125	2 295 ± 42	0,65 ± 3	0,47 ± 3	N. I.
3e stade 0,50	2 290 ± 104	0,60 ± 6	0,48 ± 5	N. I.
3e stade 0,25	2 155 ± 180	0,59 ± 3	0,42 ± 3	N. A.

Queue : A : type adulte ; I : intermédiaire ; N : nymphal.

Le tableau précédent indique la longueur totale du corps, les rapports des longueurs des antennes ou du tibia postérieur à celle du corps (A/L, T/L) et les caractéristiques de la queue des pucerons ayant eu une ou deux mues surnuméraires à la suite du traitement topique des larves aux 2e ou 3e stades.

Les larves traitées aux 2e ou 3e stades ont, par suite des mues surnuméraires, une taille nettement supérieure à celle des adultes témoins ; le rapport A/L est, pour les larves traitées au 2e stade, presque identique à celui des témoins, alors que celui des larves traitées au 3e stade est voisin de celui des nymphes. Les tibias sont plus courts dans les lots traités.

Une larve traitée 24 heures après la 2e mue à 0,25 µg/larve avait une longueur de 2 781 µ ; les rapports A/L et T/L étaient de 0,60 et 0,40 ; la queue était du type A ; l'abdomen présentait des demi-bandes pigmentées.

B. — *Essais sur des larves alatiformes*

Des larves aux 3e et 4e stades ont été traitées avec 0,25 µl de RZ 619 et d'altozar aux concentrations de 0,125 ; 0,25 ; 0,50 ; 1,0 et 2 µg/larve.

Le tableau ci-dessous indique les stades traités, la quantité de MA en µg/larve, les nombre de pucerons utilisés et les pourcentages de mortalité, les nombres de pucerons présentant des ailes atrophiées relevées dans les différents lots. Cinq catégories ont été établies d'après la longueur des ailes antérieures : type I : 200 à 500 µ, II : 500 à 1 250 µ, III : 1 250 à 1 500 µ et présence d'ocelles ; IV : longueur identique (2 200 à 2 500 µ) à celle des VL normaux mais les ailes antérieures sont plissées, V : pucerons normaux.

	Stade	µg MA/larve	Nombre	Pourcentage de mortalité	Atrophie alaire
RZ 619	3e	1,0	90	57	2 I, 3 II
		0,50	20	20	7 II
Altozar	3e	2,0	10	100	
		1,0	160	72	2 I, 22 II, 5 III, 1 IV
		0,50	100	68	9 I, 16 II, 2 III
		0,25	150	48	14 IV
	4e	2,0	20	30	1 IV
		1,0	15	0	2 III, 5 IV
		0,50	15	0	1 III, 5 IV

Dans tous les lots traités au 3e stade, il a été observé une 5e, et plus rarement, une 6e mue surnuméraire ; la longueur du corps de ces pucerons était supérieure de 10 à 15 p. 100 à celle des VL normaux.

Un pourcentage important des pucerons n'ayant pas eu de mue supplémentaire était stérile. Les larves traitées au 4e stade n'ont pas présenté de mues surnuméraires.

Le tableau 2 indique les principales caractéristiques des divers types intermédiaires en comparaison avec les VA et VL au 4e stade et adultes.

TABLEAU 2

Caractéristiques des larves aptériformes et alatiformes normales au 4e stade, des VA et VL normaux et des divers types intermédiaires

	VA		VL		Intermédiaires-Types			
	4e st.	Ad.	4e st.	Ad.	I	II	III	IV
Longueur ailes	—	—	620-650	2 550	500	1 250	1 500	2 550
Ocelles	0	0	0	3	0	0-2	1-3	1-3
Sensoria				48	36	25	48	48
de l'article III	0	0	0	59	55	49	57	59
L ant./L corps	0,56	0,58	0,57	0,85	0,61	0,75	0,78	0,85
	0,62	0,69	0,65	0,96	0,75	0,83	0,9	0,96
L tibia post./L-corps	0,41	0,45	0,35	0,58	0,36	0,40	0,48	0,58
	0,44	0,56	0,4	0,66	0,42	0,49	0,50	0,66

Les pucerons du type I (longueur minimale des ailes antérieures : 250 μ) ont une queue identique à celle des larves alatiformes au 4e stade ou intermédiaire entre la forme larvaire et la forme du VL adulte ; le ptérothorax est très faiblement sclérifié ; le rapport L ailes/L corps varie de 0,1 à 0,2 ; la plaque génitale n'est pas visible ; la pigmentation post-abdominale varie entre de très petites taches arrondies à des zones circulaires de la taille de celle des VA adultes ; les sensoria sont généralement peu accusés.

Les individus du type II ont des ailes larges et chitinisées, une queue intermédiaire ; la plaque génitale est nulle ou peu visible : les taches abdominales sont arrondies ou forment des petites bandes ; il y a rarement 2 ocelles.

La principale caractéristique des pucerons du type III est la présence de 1 à 3 ocelles ; la queue est nymphale ou intermédiaire, le ptérothorax est moyennement sclérifié, la plaque génitale est le plus souvent visible, la partie postérieure de l'abdomen présente des bandes sombres presque aussi importantes que celles des VL normaux, les sensoria sont identiques à ceux des témoins.

La plus forte proportion de VL du type I a été observée dans le lot traité 24 heures après le début du 3e stade à 0,50 μg/larve ; normalement, le nombre de jours qui s'écoulent entre le début du 3e stade et la dernière mue des VL est de 5-6 jours ; les nymphes traitées sont devenues adultes 9 à 14 jours après le traitement.

Des larves nouveau-nées ont été groupées pendant 72 heures au nombre de 50 par cellule puis dispersées ; sur les 250 larves utilisées, 214 ont atteint le 3e stade : 178 VA et 36 VL, soit 16 p. 100 d'ailés.

Quatre cents larves nouveau-nées ont été élevées dans les mêmes conditions ; 24 heures après leur naissance, leur face dorsale a été légèrement badigeonnée avec un pinceau humecté de RZ 619 dilué à 600 μg/ml. Il a été relevé 145 VA et 12 VL, soit 7,6 p. 100 de VL ; sur ces 12 VL, 11 avaient des ailes d'une longueur de 440 à 1 020 μ et un présentait des moignons de 9,8 μ ; la longueur du corps de ce dernier était de 1 806 μ, les rapports A/L et T/L étaient respectivement de 0,64 et 0,43 ; les

sensoria étaient peu visibles, très petits et au nombre de 7 sur chaque antenne ; il n'y avait pas d'ocelles, la queue était normale et l'abdomen présentait de grosses taches à la partie postérieure.

Les femelles ovipares de *B. brassicae* présentent une néoténie plus accusée que les VA ; les antennes sont plus minces, les rapports A/L et T/L sont plus faibles, les tibias postérieurs sont épaissis et la partie postérieure de l'abdomen est plus effilée (BONNEMAISON, 1951). On peut supposer que les *corpora allata* de ces femelles ovipares sont plus actifs que ceux des VA et, qu'en appliquant fréquemment des JHA sur des VA soumis à une longue scotopériode, il pourrait être obtenu des femelles ovipares ou tout au moins des individus présentant des caractères morphologiques voisins.

Des VA ont été élevées pendant 3 générations consécutives à 20° et à une scotopériode de 12 heures ; à chaque génération, les larves ont été traitées topiquement avec le RZ 619 à 0,125 µg/larve. A la 3e génération, il a été obtenu 17 VA adultes dont 8 ont présenté une mue surnuméraire ; la plupart de ces pucerons ont pondu (fécondité moyenne : 17 larves), 13 d'entre eux avaient l'aspect normal d'une VA. Les quatre autres avaient un abdomen effilé et une coloration beige ; la longueur du corps était de 1 760 à 2 120 et les tibias postérieurs n'étaient pas épaissis ; les rapports A/L et T/L étaient respectivement de 0,54 à 0,63 et de 0,41 à 0,49 (pour les femelles ovipares, ces rapports sont de 0,44 à 0,54 et de 0,32 à 0,36) ; la queue était du type intermédiaire et l'abdomen présentait de grosses taches. Le caractère morphologique obtenu par le traitement répété avec la JHA n'a été qu'une légère modification de l'abdomen et une faible diminution du rapport A/L.

C. — *Essais sur les mâles*

L'application topique d'altozar sur des larves mâles un jour après les diverses mues a entraîné des altérations morphologiques pouvant être classées en 4 types.

TABLEAU 3

Caractéristiques des mâles normaux et des divers types intermédiaires

	Mâle normal	Types			
		I	II	III	IV
Longueur totale corps...	1 650 ± 55	1 810 ± 170	1 784 ± 63	1 700 ± 95	1 649 ± 60
Ocelles	3	0	0	0	1-3
Sensoria.....	n	f	f-n	f-n	n
L ant./L corps	1,05 ± 0,07	0,79 ± 0,03	0,84 ± 0,02	0,86 ± 0,03	1,02 ± 0,06
L ailes/L corps	1,44 ± 0,15	0,42 ± 0,03	0,60 ± 0,08	0,83 ± 0,09	p
L tibia post./L corps ...	0,57 ± 0,03	0,41 ± 0,03	0,43 ± 0,13	0,45 ± 0,04	0,56 ± 0,04
Queue	A	N	N-I	N-I	A
Armure génitale	A	0	0-at.	at.	A

A : type adulte normal ; at. : atrophié ; f-n : sensoria peu visibles ou normaux ; N : type nymphal ; p : ailes fripées, de longueur normale.

Le 3e jour après le traitement, les pourcentages moyens de mortalité ont été les suivants : pour les larves traitées au 3e stade : 86 p. 100 à 0,50 µg/larve et 45 p. 100 à 0,25 µg/larve et, pour les larves traitées au 4e stade : 57 p. 100 à 0,50 µg/larve, 31 p. 100 à 0,25 µg/larve.

Les divers types présentaient une assez bonne corrélation positive pour les rapports de la longueur des ailes ou des pattes postérieures avec celle du corps ; la grande taille des types I, II et III permet d'admettre qu'il s'agissait d'individus ayant présenté une et parfois deux mues supplémentaires, ces mues ayant été notées dans les élevages.

Le type I a été observé dans un lot de 50 larves traitées au 3e stade à 0,25 µg/larve; 37 pucerons sont parvenus au stade adulte, 4 ont présenté une 5e mue et 2 une 6e, mais ces derniers n'ont pas survécu ; les deux mâles à 6 mues (type I) avaient des ailes épaisses, beiges, sans nervation apparente et bien séparées du thorax ; les antennes étaient épaisses, les nombres des sensoria des articles III, IV et V étaient inférieurs ou égaux à ceux des adultes normaux, mais ils étaient moins perceptibles et l'ensemble de l'antenne était pâle. La queue était du type 4e stade ; les taches abdominales étaient plus petites ou identiques à celles des ailés normaux ; l'armure génitale était totalement disparue.

Le type II a été relevé parmi les lots de larves traitées au début du 3e stade à 0,125, 0,25 ou 0,50 µg/larve ; les ailes et les antennes étaient épaisses, relativement plus grandes que celles du type I et les sensoria étaient un peu plus accusés ; la queue était du type nymphal ou intermédiaire, les gonapophyses étaient inexistantes ou réduites à un léger bourrelet.

Le type III a été obtenu avec des larves au 3e stade traitées à 0,50 µg/larve ; l'armure génitale présentait 3 degrés d'atrophie, celle-ci était d'autant plus accusée que la longueur des ailes et le rapport L ant./L corps étaient faibles.

Le type IV a été relevé parmi les larves traitées au 3e stade à 0,25 ou au 4e stade à 0,125, 0,25, ou 0,50 µg/larve. L'armure génitale, la forme de la queue et la longueur totale du corps étaient du type normal mais les ailes étaient fripées.

D. — *Essais sur les femelles sexuées*

Dix-sept larves, présumées être des femelles sexuées, ont été récoltées à la fin de la 3e génération du clone holocyclique élevé à 20°, 12 heures S ; 12 heures P : les larves pondues durant les 9 jours précédents étaient des femelles sexuées ou des mâles dans la proportion de 85 p. 100.

Ces larves ont été traitées topiquement au 3e stade + 1 jour avec 0,125 µg/larve d'altozar. La mortalité a été nulle au 3e jour après le traitement. Il a été relevé 5 VA et 3 femelles sexuées qui ont pondu, 3 VA stériles, 4 femelles renfermant des œufs mais qui n'ont pas pondu et 2 présentant des caractères intermédiaires entre les VA et les femelles sexuées.

Les rapports LA/LC et LT/LC sont indignés à la page suivante :

Les deux intermédiaires avaient une queue du type imaginal. L'un ne possédait ni larves, ni œufs ; les rapports LA/LC et LT/LC étaient 0,57 et 0,42 et les tibias postérieurs n'étaient pas renflés. L'autre possédait des œufs bien développés ; les rapports LA/LC et LT/LC étaient de 0,44 et 0,28 ; les tibias postérieurs étaient dilatés.

	LA/LC	LT/LC
VA	0,62-0,79	0,50-0,57
Femelle sexuée non traitée	0,44-0,54	0,32-0,38
Femelle sexuée traitée	0,39-0,50	0,29-0,37

Il n'a pas été observé de mues surnuméraires ; le même fait a été constaté par LEES (1961) en traitant des femelles ovipares de *M. viciae* avec un extrait de Cecropia ou de farnesol.

E. — *Essais sur des larves aptériformes ou alatiformes parasitées par* Diaretiella rapae M'INTOSH

Des larves aptériformes ou alatiformes aux 3e ou 4e stades ont été parasitées par des *D. rapae* puis traitées topiquement 1,5 jour plus tard avec l'altozar à 0,125 µg/larve afin de déterminer l'effet de la JHA sur le parasite ; les essais ont porté sur 30 à 50 larves par lot.

La figure 6 indique les conditions expérimentales, les pourcentages de mortalité le 3e jour après la ponte du parasite ou le traitement topique, d'éclosion de *D. rapae* par rapport au nombre de pucerons momifiés ainsi que la production ou non de mues surnuméraires.

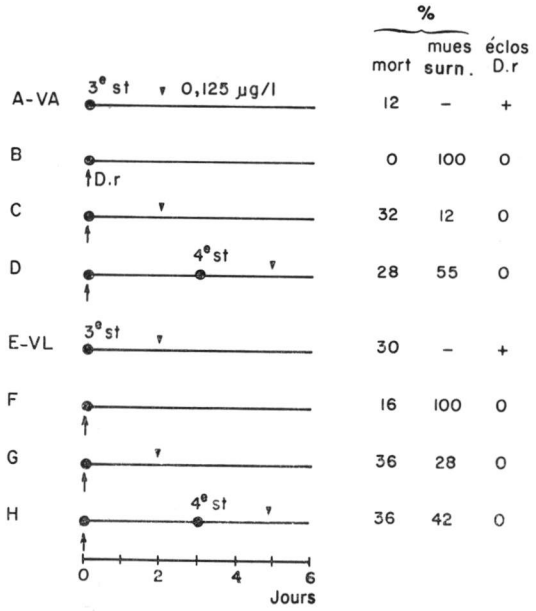

FIG. 6. — *Pourcentages de mortalité le 3e jour après le traitement topique avec l'altozar à 0,125 µg/larve et d'éclosion de* D. rapae, *présence ou non de mues surnuméraires dans les divers lots ; les deux dernières colonnes ont été inversées par erreur.*

Dans le lot C, 12 *D. rapae* sur 100 pucerons momifiés ont éclos ; ils présentaient des atrophies alaires allant de simples bourrelets porteurs de soies à des ailes de longueur normale mais fripées ; les *D. rapae* non éclos avaient tous des ailes atrophiées.

Trente pour cent des *D. rapae* du lot D avaient des ailes normales et les autres avaient simplement des ailes fripées. L'atrophie alaire était plus marquée pour le lot G ; les parasites du lot H présentaient les mêmes caractéristiques que ceux du lot D.

Ces résultats montrent que l'JHA appliquée topiquement sur les pucerons atteint les *D. rapae* et provoque l'atrophie alaire de ces derniers ; d'autre part, la présence du parasite inhibe la production des mues surnuméraires.

La toxicité de divers JHA sur des auxiliaires a été signalée par divers auteurs : plusieurs des JHA essayés par BULL *et al.* (1973) ont entraîné la mort de prédateurs d'insectes nuisibles au coton. WILKINSON et IGNOFFO (1973) n'ont pas constaté un effet nuisible d'une JHA sur *Apanteles rubecula* MARSHALL, parasite de *Pieris rapae ;* il en a été de même pour *A. melanoscelus* RATZ., parasite des larves de *Porthetria dispar* L.

MCNEIL (1975) a pulvérisé des solutions à 0,01, 0,05 et 1 p. 100 d'altozar, de ZR 619 et de ZR 777 (prop-2-ynyl (2 E, 4 E)-3, 7, 11-triméthyl-2,4 dodécadiénoate) sur des *M. euphorbiae* THOMAS parasités par le Braconide *Aphidius nigripes* ASHM. Les pucerons avaient été parasités au 3e stade et les traitements ont été faits 1, 3, 6 ou 8 jours après la ponte du parasite, ce qui correspondait aux 1er, 2e à 3e, 4e stades larvaires et au stade pupal ; la mortalité de *M. euphorbiae* a été pratiquement nulle aux concentrations de 0,01 et 0,05 alors qu'elle était souvent de 100 p. 100 pour *A. nigripes ;* le parasite mourait généralement à l'état de pupe et, plus rarement, présentait des caractères larvaires et pupaux.

IV. — ACTION DE L'ALTOZAR SUR LES VIRGINOPARES APTÈRES OU AILÉES ADULTES ET LEUR DESCENDANCE

Le but de l'expérience était de déterminer l'action de l'JHA sur la descendance des VA traités.

Des lots de VA du clone anholocyclique élevés en non surpopulation à l'état larvaire et adulte ont été soumis à diverses conditions expérimentales (fig. 7) ; les larves étaient séparées de leur mère toutes les 24 heures et groupées par 50 dans des cellules de 6 mm pendant 72 heures. Les traitements ont été faits avec l'altozar à 0,125, 0,25 ou 0,50 µg/VA.

Lot A (témoin). — 1 700 larves ont été groupées ; le pourcentage moyen de VL a été de 18 p. 100.

Lot B. — 100 VA ont été traitées 24 heures après la dernière mue à 0,50 µg/VA. La mortalité a été de 46 p. 100 3 jours après le traitement ; la fécondité moyenne des survivants a été de 32 larves ; il a été relevé 19 et 9 p. 100 de VL 24 et 48 heures après le traitement et 0 p. 100 par la suite.

Lot C. — 30 VA ont été traitées 24 heures après la dernière mue à 0,125 µg/VA.

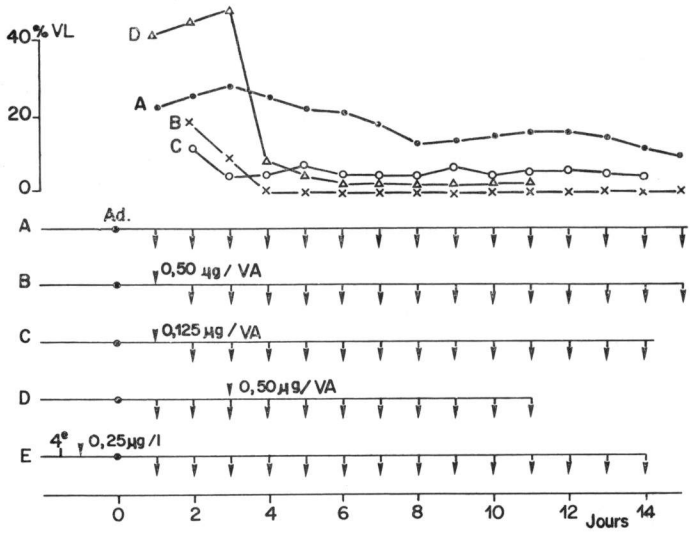

FIG. 7. — *Les VA* (lignée anholocyclique) *ont été élevées isolément ; les larves étaient séparées chaque jour de leur mère et groupées pendant 72 heures. Les VA des lots B et C ont été traitées 24 heures après la dernière mue avec 0,50 ou 0,125 µg/VA ; le lot D a été traité 72 heures après la dernière mue et le lot E 24 heures après la 3e mue.*

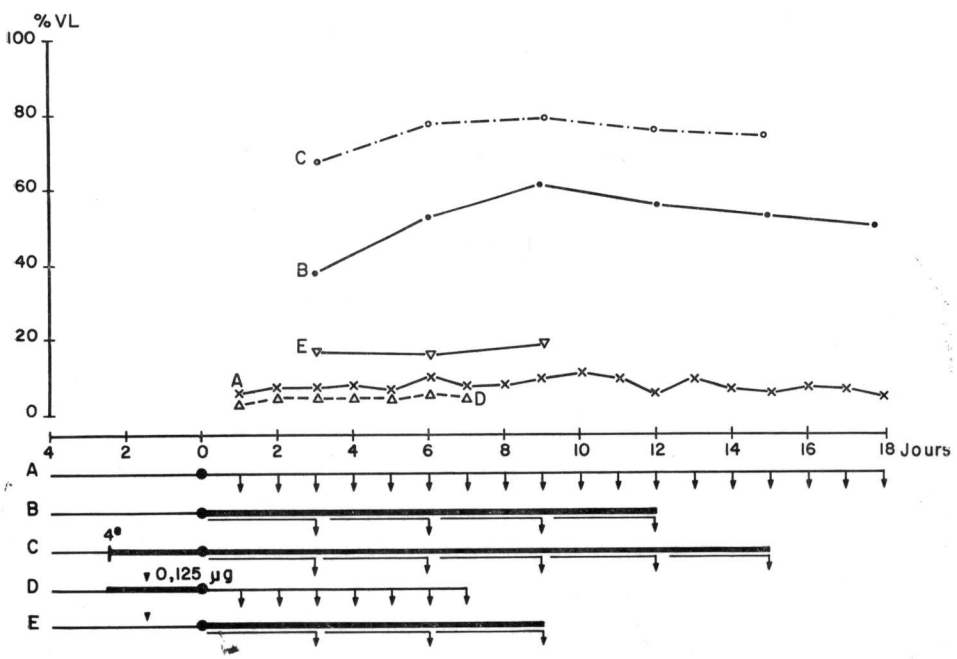

FIG. 8. — *Action de l'effet de groupe appliqué aux larves ou aux VA et leurs larves pendant 72 heures* (lignée holocyclique) *et effets du traitement topique avec l'altozar à 0,125 µg sur les larves au 4e stade*

La mortalité a été de 10 p. 100 3 jours après le traitement et la fécondité moyenne de 44 larves ; la proportion des VL a été faible à partir de 48 heures après le traitement.

Lot D. — 30 VA ont été traitées 72 heures après la dernière mue à 0,50 µg/VA. La mortalité a été de 16 p. 100 le 3e jour après le traitement ; le pourcentage de VL est devenu très faible 72 heures après le traitement.

Des larves aptériformes pondues 2 jours après le traitement ont été élevées en non surpopulation jusqu'au stade adulte et leurs larves ont été groupées pendant 72 heures : 16 p. 100 d'entre elles sont devenues des VL : cela montre que l'action aptérisante de la JHA ne se manifeste pas dans l'arrière descendance des VA traitées.

Lot E. — 30 larves aptériformes au 4e stade ont été traitées 24 heures après la mue à 0,25 µg/larve ; la mortalité a été de 33 p. 100 le 3e jour après le traitement ; leur descendance (600 larves), élevée en groupe, a donné 0 p. 100 de VL.

Dans l'expérience précédente, l'effet de groupe n'a été appliqué qu'aux larves et nous avons vu que son action est moins accusée que lorsqu'il s'exerce à la fois sur les mères et leurs larves.

L'essai suivant a été fait en vue de préciser le rôle de l'effet de groupe sur les larves, les VA et les larves du clone holocyclique et l'action du traitement topique sur la descendance des VA traités au 4e stade ou adultes. Les figures 8 et 9 indiquent les conditions expérimentales ; tous les lots ont été élevés à 20° et à une scotopériode de 8 heures.

Les larves au 4e stade ou les adultes ont été traités topiquement avec 0,125 µg d'altozar. Le traitement des larves au 4e stade suivi du groupement des larves ou des VA et des larves (fig. 8 D, E) diminue la proportion des VL pendant 9 à 11 jours après le traitement.

Les pucerons traités au 4e stade ou 1, 3, 6 jours après la dernière mue et qui sont laissés en surpopulation avec leurs larves pendant 72 heures présentent une diminution du pourcentage de VL 3 jours après l'opération (fig. 9).

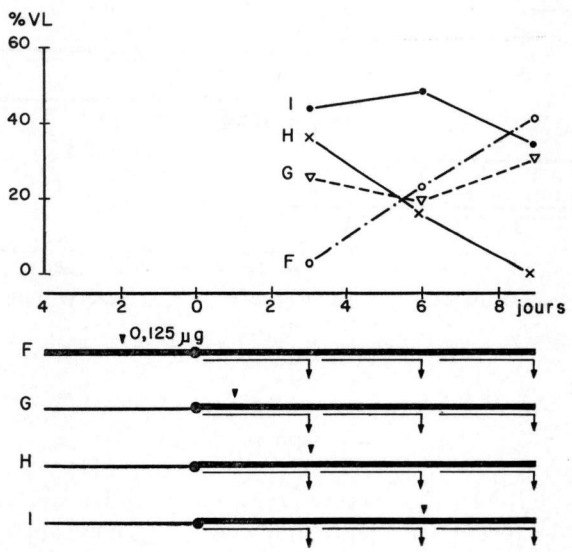

FIG. 9. — *Effets du traitement topique avec l'altozar sur des larves au 4e stade ou des VA adultes du clone holocyclique 1, 3 et 6 jours après la dernière mue*

Une autre expérience a été réalisée avec le clone anholocyclique afin de déterminer si le traitement topique des géniteurs avec une haute concentration de JHA diminuait la proportion des ailés dans leur descendance (fig. 10). Des larves au 3e stade ont été traitées avec 0,50 µg/larve d'altozar et élevées isolément ; leurs larves ont été récoltées les 11e et 13e jours de reproduction et soumises à l'effet de groupe à partir du 3e ou du dernier stade (fig. 10 B, C) ; les deux lots ont donné respectivement 64 et 55 p. 100 de VL ; le lot D, témoin du lot B, a produit 61 p. 100 de VL.

Il peut être conclu de ces diverses expériences réalisées sur les clones holocyclique ou anholocyclique que le traitement topique des larves au 4e stade ou des VA 1, 3 ou 6 jours après la dernière mue diminue le pourcentage des VL en moins de 3 jours ; cet effet persiste pendant toute la durée de la reproduction mais ne se manifeste pas chez les arrière-descendants.

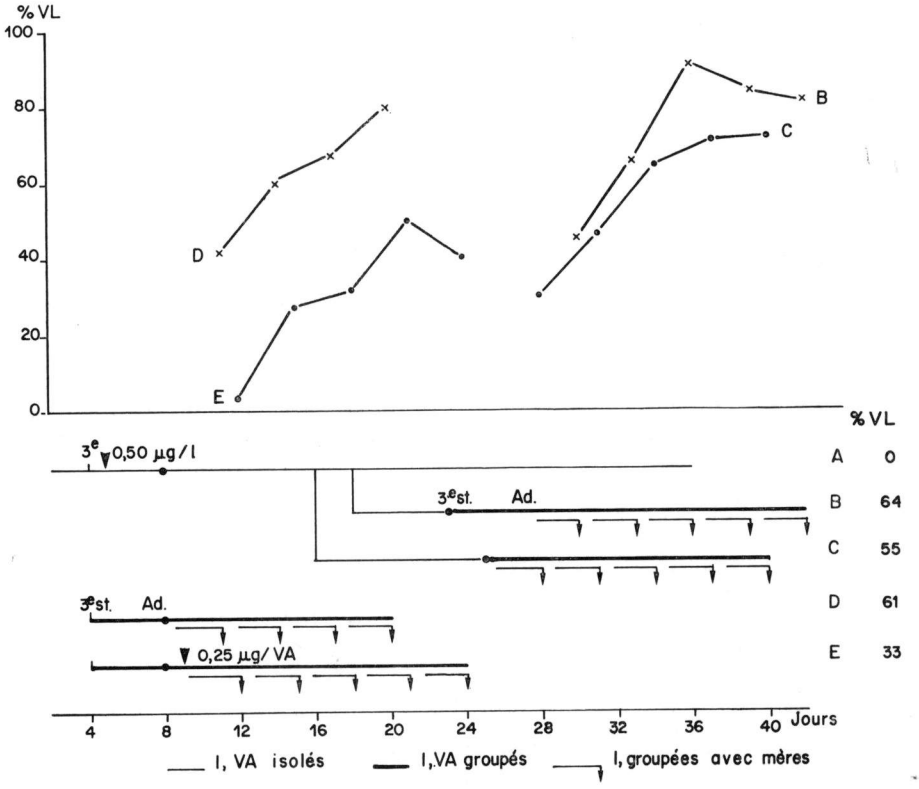

FIG. 10. — *Action du traitement topique sur des VA de la lignée anholocyclique* (lot E) *et leur arrière descendance* (lots B et C)

V. — DISCUSSION

Des expériences similaires effectuées avec un clone holocyclique et un clone partiellement anholocyclique ont montré que l'effet de groupe appliqué à des larves dès leur naissance entraînait une faible apparition des VL dans le premier cas alors que l'on obtenait des proportions assez élevées dans le second.

Des essais réalisés avec divers clones anholocycliques ou holocycliques ont mis en évidence l'existence de « races biologiques » donnant des proportions différentes de VL et l'influence de la qualité alimentaire de la plante-hôte.

A 20°, les larves sont sensibles à l'effet de groupe pendant 72 heures après la naissance. L'effet de groupe est inactif sur les VL adultes et leurs larves pour les clones holocycliques ou anholocycliques.

L'effet de groupe appliqué aux 3e et 4e stades larvaires ou aux VA adultes des clones holocycliques ou anholocycliques ne donne pas des résultats très différents ; cependant, en moyenne, les pourcentages de VL sont un peu plus élevés avec le clone anholocyclique qu'avec le clone holocyclique ; avec le clone utilisé en 1945, les VL n'apparaissaient pas durant les 3 jours qui suivaient la dernière mue (BONNEMAISON, 1951).

Le traitement topique à 0,25 µg/larve d'altozar ou de RZ 619 des larves alatiformes aux 1er, 2e ou 3e stades provoque une rapide et forte mortalité, la production de 5e mues et une stérilité presque totale. A 0,125 µg/larve, la mortalité est de 14 à 46 p. 100 ; les pourcentages de 5e ou 6e mues et de pucerons stériles sont relativement importants.

Les Aphides ayant présenté une ou deux mues surnuméraires peuvent pondre ; la fécondité des pucerons traités aux 1er ou 2e stades est généralement faible mais celle des Aphides traités au 3e stade égale parfois celle des témoins.

Les VA au 6e stade ont une longueur supérieure à celle des VA normaux mais les rapports A/L ou T/L sont plus faibles ; la queue est du type nymphal, intermédiaire ou imaginal.

Le traitement topique des larves alatiformes au 3e stade provoque une régression des ailes allant de bourgeons alaires d'une longueur égale au 1/10 de la normale au déploiement incomplet ; le nombre des ocelles et des sensoria est diminué, les antennes et les tibias sont raccourcis. Les larves traitées au début du 3e stade présentent fréquemment une 5e mue et parfois une 6e.

Le traitement des mâles au 3e stade entraîne souvent une ou deux mues surnuméraires, la disparition ou l'atrophie de l'armure génitale et des ocelles, une faible diminution du nombre des sensoria et un abaissement des rapports A/L et T/L. Le traitement des femelles sexuées semble accentuer dans quelques cas les caractéristiques propres à ce morphe.

En traitant pendant 3 générations successives des larves aux 1er et au 4e stades élevées à une scotopériode de 12 heures, il n'a pas été obtenu des individus ayant des caractères morphologiques voisins de ceux de la femelle sexuée (à l'exception d'un rétrécissement de la partie postérieure de l'abdomen et d'une diminution du rapport A/L).

La piqûre, avec une fine aiguille, du thorax ou de l'abdomen de larves aptériformes aux 1er ou 2e stades n'a pas entraîné une réduction des dimensions des adultes ; la queue était normale ; les rapports A/L et T/L étaient en moyenne de 0,65 et de 0,44 contre 0,65 et 0,49 pour les adultes normaux (BONNEMAISON, 1970).

JOHNSON (1959) a fait parasiter les divers stades des VA ou VL d'*A. craccivora* par le Braconide *Aphidius platensis* KOCH. Les larves alatiformes parasitées au 2e stade ont présenté des caractères intermédiaires entre ceux des aptères ou des ailés : ocelles rudimentaires, réduction ou disparition des sensoria, ailes nulles ou réduites. Les larves parasitées au 3e stade avaient des ocelles, des sensoria ainsi que des rudiments

alaires, et celles qui étaient parasitées au début du 4e stade avaient des ailes incomplètement développées.

Les divers stades larvaires aptériformes ou alatiformes de *B. brassicae* ont été parasités par des *Diaretiella rapae* M'INTOSH fertiles ou stérilisés par un chimiostérilisant (tepa) ; une partie des larves parasitées par des *D. rapae* stériles ont pu atteindre le stade adulte. Les larves aptériformes parasitées au 3e stade par des *D. rapae* fertiles ont donné des adultes moins pigmentés que la normale ; les rapports A/L et T/L étaient en moyenne de 0,53 et 0,41.

Les larves parasitées au début du 3e stade par des *D. rapae* fertiles sont devenues des adultes dont les ailes avaient une longueur de 0 à 200 µ et dépourvus d'ocelle ; le nombre des sensoria antennaires a varié de 0 à 28 en corrélation positive avec la longueur des ailes ; la queue était du type intermédiaire ou adulte ; la pigmentation abdominale était celle des nymphes au 4e stade ou un peu plus étendue.

Les mâles parasités à la fin du 2e stade par des *D. rapae* fertiles et qui parvenaient au stade adulte avaient des ailes nulles ou très réduites, 0 ocelle, des antennes un peu courtes, 0 à 52 sensoria sur le 3e article antennaire et des gonapophyses rudimentaires. Les larves parasitées au début du 3e stade présentaient, en fin de développement, des ailes longues de 400 µ et des courts tibias postérieurs ; le 3e article antennaire avait 0-53 sensoria (BONNEMAISON, 1970).

La comparaison des formes intermédiaires entre les VA et les VL observées en plein air ou en élevage (BONNEMAISON, 1951), ou obtenues par le parasitisme des *D. rapae* stériles ou fertiles, ou encore par le traitement avec des JHA permet de faire diverses remarques :

1° Dans les trois cas, on constate la disparition des 3 ocelles ou de l'ocelle médian, l'abaissement des rapports A/L ou T/L. La longueur des ailes est fortement diminuée : la longueur minimum observée dans les élevages normaux est de 40 µ, de 250 et de 9,8 µ avec les larves traitées au début du 3e stade ou 24 heures après la naissance avec les JHA ; le parasitisme par des *D. rapae*, fertiles ou non, permet d'obtenir la disparition totale des ailes lorsqu'il s'exerce sur des larves aux 1er ou 2e stades, ou des ailes de 150 µ quand les larves sont parasitées au 3e stade par des *D. rapae* fertiles.

2° Les nombres minimaux de sensoria observés sont de 27 dans les conditions normales, de 7 et de 36 pour les larves traitées aux 1er ou 3e stades avec les JHA, de 0 pour les larves parasitées aux 1er, 2e ou 3e stades par des *D. rapae* stériles ou fertiles.

On peut conclure de ce qui précède qu'un effet de groupe insuffisant, le traitement topique avec des JHA ou le parasitisme ont des effets similaires, mais c'est la ponte d'œufs stériles et surtout d'œufs fertiles de *D. rapae* qui provoque les anomalies les plus accusées.

Les larves mâles parasitées au milieu du 1er stade par des *D. rapae* stériles, aux 2e ou 3e stades par des *D. rapae* fertiles, ont présenté des gonapophyses atrophiées mais accusées ; le nombre des sensoria sur les articles III, IV et V était nul ou faible.

Les larves traitées au début du 3e stade avec l'altozar à 0,125 ou 0,25 µg/larve ont donné des mâles à 6 mues qui étaient totalement dépourvus de gonapophyses ; les sensoria étaient peu visibles mais en nombre à peu près normal.

Nous voyons que le parasitisme et les JHA utilisées exercent des effets analogues mais aussi des actions différentes.

A la température constante de 20°, la durée du développement larvaire est en moyenne de 8 jours pour les VA et de 9 jours pour les VL, de 10 jours pour les mâles, les 3e et 4e stades étant d'une durée un peu plus longue pour les VL et les mâles que pour les VA (fig. 5). Le traitement topique à 0,125 µg/larve appliqué au début des 3e ou 4e stades retarde la ponte de 12 à 24 heures ; pour les trois morphes, les 5e et 6e mues ont lieu à des intervalles de 36 à 48 heures, parfois de 72 heures.

En traitant avec une JHA des larves alatiformes 24 heures après la 3e mue, on obtient 4 jours plus tard des VL aux ailes fripées. Le traitement des larves 24 heures après la 2e mue donne, dans un délai de 6 jours, des adultes aux ailes réduites à des moignons ; enfin, des mâles traités 24 heures après la 2e mue deviennent, 6 à 8 jours plus tard, des adultes aux ailes réduites et à l'armure génitale pratiquement inexistante.

Un bref effet de groupe appliqué aux VA d'*Aphis craccivora* ou de *M. viciae* entraîne la naissance d'un pourcentage important de VL pendant toute la période de ponte, les larves n'étant pas surpeuplées.

Il n'en est pas de même avec *B. brassicae :* si l'effet de groupe est appliqué à des VA adultes et que les larves sont séparées chaque jour de leur mère puis élevées isolément, on obtient très peu de VL.

Chez les Aphides, les générations sont « emboîtées » : les larves aptériformes au 4e stade de *B. brassicae* possèdent des embryons chez lesquels l'ovogenèse et les toutes premières phases du développement de leurs futurs embryons ont déjà commencé (Brusle, 1962).

Johnson et Birks (1960) ont émis l'hypothèse que tous les embryons d'*A. craccivora* sont, au début de leur développement, des ailés présomptifs sous l'action du système endocrine.

D'après White (1965, 1968), les embryons des VA de *B. brassicae* présentent des bourgeons alaires alors que ceux des VL en sont dépourvus jusqu'à 96 heures après la dernière mue. Les noyaux des *corpora allata* (CA) sont plus gros chez les larves et les VA élevées isolément que chez les larves et les VA soumises à l'effet de groupe ; les noyaux des embryons de VA sont d'un diamètre supérieur à ceux des embryons de VL. L'existence des bourgeons alaires chez les embryons des jeunes aptères adultes laisse supposer que le développement de ces bourgeons est, jusqu'à un certain stade, indépendant de la concentration en HJ de la mère puisque ces bourgeons se développent en dépit de la haute activité des CA au cours des 3e, 4e et début du 5e stade.

White (1971) présume que la détermination de la forme prénatale chez les jeunes des VL est entièrement liée à l'HJ maternelle ; les embryons seraient probablement soumis à une rapide et importante augmentation de la concentration en HJ, ce qui inhiberait le développement des bourgeons alaires.

Applebaum *et al.* (1975) ont traité topiquement des larves néonates ou des adultes de *Myzus persicae* avec un dérivé du farnesol ou une JHA ayant 10 p. 100 de l'activité biologique de l'HJ de *Cecropia* et n'ont pas constaté de différences avec le témoin.

Une autre expérience a été faite avec la β ecdysone qui peut, dans certaines conditions, activer les CA inactifs (Siew et Gilbert, 1971) ; la β ecdysone était mélangée à un aliment synthétique distribué pendant 2 jours à des larves néonates ; ici aussi, il n'a pas été observé de différences avec le témoin.

En raison de ces résultats, APPLEBAUM *et al.*, supposent que la production normale des Aphides est celle de VA ; les embryons et les larves présentent des ailes rudimentaires mais « dormantes », par suite d'une haute teneur en HJ endogène. La production de morphes ailés nécessiterait un « initiateur » spécifique et l'application d'une HJ exogène s'ajoutant à un niveau maximal d'HJ endogène aurait pour conséquence d'altérer le milieu hormonal interne par une surabondance d'HJ, ce qui engendrerait des anomalies.

WHITE et GREGORY (1972) ont étudié l'ultrastructure de l'épiderme des bourgeons alaires de *B. brassicae* au 4e stade traités topiquement ou non avec un mélange de JHA préparé par VINSON et WILLIAMS (1967). Les cellules des Aphides traités ne subissent pas un développement normal ; les JHA utilisées auraient une action indirecte en provoquant l'apparition de paquets de microtubules. En s'agrégeant, ces microtubules forment un cytosquelette rigide qui s'oppose aux modifications de la forme des cellules ; cette action de l'JHA résulterait probablement d'une action primaire au niveau des gènes.

La production des ailés dépend également de l'aliment : le radis donne davantage d'ailés que le chou. Les proportions de VL sont plus importantes sur les feuilles parvenues à maturité que sur les feuilles fraîches (BONNEMAISON, 1951).

Il est également possible d'intervenir sur le pourcentage de VL en modifiant la composition chimique d'un aliment synthétique. MITTLER et KLEINJAN (1970) ont augmenté la proportion d'aptères de *M. persicae* par une basse teneur en acides aminés et une augmentation en sucrose du milieu. WHITE (1972) a eu les mêmes résultats avec *B. brassicae*.

Une alimentation pauvre en protéines réduit l'activité des CA chez des Insectes tels que *Schistocerca* (HIGHNAM *et al.*, 1966) ou des géniteurs de *B. brassicae* (WHITE, 1972) et cependant, on obtient, dans ce dernier cas, relativement peu d'ailés. D'après WHITE, on pourrait admettre que ces déficiences alimentaires augmenteraient l'activité des CA des larves ; il est plus vraisemblable qu'il n'intervient pas un phénomène endocrinien mais que la déficience en certains éléments nutritifs ne permet pas la croissance des tissus alaires.

La décapitation des VA d'*A. craccivora* pondant des larves alatiformes entraîne la naissance de larves aptériformes. JOHNSON (1965, 1966) suggère qu'un stimulus émis par la tête de la mère et permettant la production des ailés serait envoyé aux embryons. WHITE mentionne que cette particularité pourrait éventuellement s'expliquer par le fait que des blessures sévères effectuées sur les mères pourraient stimuler les CA des embryons ; cependant, des blessures infligées aux larves alatiformes d'*A. craccivora* ont un effet aptérisant, mais les blessures faites aux mères n'entraînent pas la production exclusive d'aptères (JOHNSON, 1959 ; JOHNSON et BIRKS, 1960). Des piqûres localisées au thorax ou à l'abdomen de larves mâles de *B. brassicae* ont un effet analogue à celui de la ponte de *D. rapae* stériles (BONNEMAISON, 1970).

Les larves émises après la décapitation d'*A. craccivora* sont, en fait, nées prématurément de quelques minutes à plusieurs heures, et 4,6 p. 100 de ces larves deviennent des VL contre 84 p. 100 chez le témoin.

Une explication simple du phénomène observé chez *A. craccivora* et *M. viciae* serait que la naissance prématurée des larves provoquerait un « stress » chez ces dernières, stress qui exciterait leurs CA. Il est à remarquer que, pour *B. brassicae*, l'isolement des géniteurs qui ont été groupés pendant plusieurs jours, entraîne immé-

diatement la cessation de la production des larves alatiformes (BONNEMAISON, 1968).

Les expériences réalisées avec un clone anholocyclique ont montré que les larves soumises à l'effet de groupe devenaient fréquemment des VL dans une proportion pouvant atteindre 30 p. 100 ; les larves holocycliques deviennent presque toutes des VA. Le groupement des VA avec leurs larves par périodes de 72 heures donne, en moyenne, un pourcentage de VL un peu plus élevé avec le clone anholocyclique (fig. 4 C, D) qu'avec le clone holocyclique (fig. 10 B, C, D) et la proportion de VL diminue en général à partir du 9e jour de reproduction. Ces résultats laissent supposer que les CA des VA adultes et des larves du clone holocyclique sont relativement plus actifs que ceux du clone anholocyclique.

Les traitements topiques appliqués aux larves aptériformes, alatiformes ou mâles aux 1er, 2e, 3e et 4e stades amenuisent les caractères imaginaux des trois morphes ; leur action est d'autant plus marquée que l'animal est plus jeune et la concentration en JHA plus importante. Nous avons vu que le traitement des larves au 1er stade présumées alatiformes réduit de 50 p. 100 la proportion des VL, et ces ailés ont tous des ailes atrophiées ; le groupement des larves produites par des VA traités au 1er stade ne donne que 6 p. 100 d'ailés.

Le traitement des larves alatiformes ou mâles au 3e stade donne des adultes aux ailes plus ou moins atrophiées (types I, II, III, IV) ; celui des larves au 4e stade n'occasionne que la production des types III et IV.

Le traitement des VA adultes montre que les JHA agissent en moins de 24 à 48 heures (fig. 7 B, C, D) ; si l'on élève isolément ces VA traités et que l'on groupe leurs larves pendant 72 heures, celles-ci ne deviennent des VL que dans la proportion de 0 à 6 p. 100 (fig. 7 B, C, D). En revanche, si l'effet de groupe intervient à la fois sur les VA traités 24, 72 ou 144 heures après la dernière mue et sur leurs larves pendant 72 heures, les proportions de VL sont inférieures au témoin mais assez importantes (fig. 9 F, G, H, I).

Ces faits montrent que le traitement topiques des larves aptériformes au 4e stade ou aux VA adultes inhibe la production des VL quand l'effet de groupe n'intervient que sur les larves, mais son action est peu marquée quand l'effet de groupe s'exerce à la fois sur les VA et sur leurs larves ; cela peut être dû à ce que l'apport de JHA est insuffisant pour s'opposer à la diminution de l'activité des CA résultant de l'effet de groupe appliqué à la fois aux géniteurs et à leurs larves.

Un point qu'il y a lieu de préciser est le mode d'action des JHA ; on peut supposer qu'elles excitent la secrétion des CA de la mère et que cette activation se répercute sur les CA de l'embryon ou, qu'en se mélangeant à l'hémolymphe maternelle, elles agissent sur les CA des embryons ou encore qu'elles diffusent directement dans l'hémolymphe des embryons et interviennent sur les CA de ces derniers.

Les expériences mentionnées p. 302 montrent que l'JHA appliquée topiquement sur les pucerons s'est diluée dans leur hémolymphe puis dans celle de *D. rapae* et a excité les CA de ces derniers ou a renforcé l'effet de la secrétion d'HJ.

En conséquence, il est vraisemblable que l'JHA intervient directement, pour une part ou en totalité, sur les embryons de *B. brassicae*.

Les CA des larves aptériformes aux 3e et 4e stades, des VA venant de subir la dernière mue sont beaucoup plus actifs que ceux des VA adultes depuis 24 heures (WHITE, 1965, 1968). L'hypothèse suivante pourrait être formulée ; l'HJ existant dans l'hémolymphe maternelle pénétrerait dans les embryons ; les embryons les plus

avancés recevraient une quantité relativement plus importante que les embryons plus jeunes ; cela permettrait d'expliquer ce que l'on observe souvent en soumettant à l'effet de groupe les VA adultes et les larves du clone holocyclique, à savoir le faible pourcentage de VL observé au cours des trois premiers jours de ponte. La proportion de VL augmente progressivement et devient maximale aux 9e-12e jours de reproduction, ce qui peut être attribué à deux causes : à la diminution de l'activité des CA et surtout au fait que la fécondité journalière est importante à ce moment ; il en résulte que chaque larve recevrait une quantité d'HJ maternelle plus faible qu'au cours des 1er au 6e jour de ponte.

Au moment de la dernière mue, tous les embryons sont relativement bien développés ; ils ont pu bénéficier d'une quantité importante d'HJ avant que l'activité des CA ne diminue 24 heures après la mue imaginale ; ils sont, par conséquent, susceptibles de devenir tous des VA à la condition que n'interviennent pas divers facteurs (effet de groupe, alimentation, température, photopériode) pouvant réduire la secrétion des CA des géniteurs ou des larves.

Reçu pour publication en avril 1976.

SUMMARY

ACTION OF GROUP EFFECT AND OF TWO JUVENILE HORMONE ANALOGUES ON *BREVICORYNE BRASSICAE* L. (*HOMOPTERA, APHIDIDAE*)

Very few alate aphids are generally obtained when submitting larvae from an holocyclic clone to the group effect ; the group effect applied at the same time to adult apterous virginoparae and their larvae during cycles of 72 hours induces an important percentage of alate aphids between the 9th and the 12th day of reproduction. The group effect applied to larvae from an anholocyclic clone usually leads to the production of an important rate of alate aphids, but there are clones which give few alate aphids ; the grouping of apterous virginoparae with their larvae generally induced a high percentage of alate aphids as soon as the reproduction begins or from the third day onwards according to the clones.

The topic treatment of the apterous form of larvae with altozar or RZ 619 causes a high mortality, one or two supernumerary moults and sterility ; that of the alate form of larvae and males leads to wing atrophy, one or two supernumerary moults and malformations of genitals.

The J.H.A. applied to adult virginoparae acts in less of 24 hours and divring a fortnight.

The different results obtained with the group effect applied to larvae and adults from anholocyclic and holocyclic clones might be explained by a lower activity of the corpora allata of the anholocyclic clone. The J.H.A. seems to act partly or wholly in a direct way on the embryos of *B. brassicae* after its diffusion in the maternal haemolymph.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Applebaum S. W., Raccah B., Leiserowitz R., 1975. Effect of juvenile hormone and β ecdysone on wing determination in the aphid *Myzus persicae*. *J. Insect Physiol.*, **21**, 1279-1281.

Benskin J., Perron J. M., 1973. Effects on an Insect growth regulator with high juvenile hormone activity on the apterous form of the potato aphid *Macrosiphum euphorbiae* (*Hemiptera : Aphididae*). *Can. Entomol.*, **105**, 619-622.

Bonnemaison L., 1951. Contribution à l'étude des facteurs provoquant l'apparition des formes ailées et sexuées chez les *Aphidinae*. *Ann. Épiphyties*, **2**, 1-380.

BONNEMAISON L., 1958. Facteurs d'apparition des formes sexupares ou sexuées chez le Puceron cendré du Pommier. (*Sappaphis plantaginea* PASS.) *Ann. I.N.R.A., série Épiphyties*, **3**, 331-355.

BONNEMAISON L., 1968. L'effet de groupe chez les Aphides. L'effet de groupe chez les Animaux, *Colloque n° 173 du C.N.R.S.*, nov. 1967, 213-234.

BONNEMAISON L., 1970. Action de *Diaretiella rapae* sur le développement et la morphologie de *Brevicoryne brassicae*. *Ann. Soc. entomol. Fr.* (*N.S.*), **6**, 167-191.

BONNEMAISON L., 1971. Action de la maturité de la plante-hôte et de l'effet de groupe sur la production des virginopares ailées chez le Puceron du Pois (*Acyrthosiphum pisum* HARRIS). *Ann. Soc. entomol. Fr.* (*N.S.*), **7**, 889-913.

BONNEMAISON L., 1972. Action combinée de l'effet de groupe et de la maturité de la plante-hôte sur la production des virginopares ailées du Puceron du Pois (*Acyrthosiphum pisum* HARRIS). *Ann. Soc. entomol. Fr.* (*N.S.*), **8**, 291-297.

BONNEMAISON L., 1975. Action de deux analogues d'hormone juvénile sur un Aphide (*Brevicoryne brassicae* L.) et deux Lépidoptères (*Adoxophyes orana* F.V.R. et *Ostrinia nubilalis* HBN). *Phytiatrie Phytopharm.*, **24**, 205-220.

BRUSLE S., 1962. Chronologie du développement embryonnaire des femelles parthénogénétiques de *Brevicoryne brassicae* (*Aphididae*, Homoptères). *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **87**, 396-410.

BULL D. L., RIDGWAY R. L., BUXKEMPER W. E., SCHWARZ M., MCGOVERN T. P., SARMIENTO R., 1973. Effects of synthetic juvenile hormones analogues on certain injurious and beneficial arthropods associated with cotton. *J. econ. Entomol.*, **66**, 623-626.

CLOUTIER C., PERRON J. M., 1975. Polymorphism and sensibility to a juvenile hormone analogue in the potato aphid *Macrosiphum euphorbiae* (*Homoptera : Aphididae*). *Entomol. exp. appl.*, **18**, 457-464.

DEHN M. von, 1963. Hemmung der Flügelbildung durch Farnesol ber der schwartzen Bohnenlaus *Doralis fabae* SCOP. *Naturwissenschaften*, **50**, 578-579.

GRANETT J., WESELOH R. M., HELGERT E., 1975. Activity of juvenile hormone analogues on Hymenopterous parasitoids of the gypsy moth *Apanteles, Ooencyrtus, Porthetria dispar*. *Entomol. exp. appl.*, **18**, 377-383.

HANGARTNER W., PEYER B., MEIER W., 1971. Effects of a juvenile hormone analogue on the apterous form of the bean aphid, *Aphis fabae* SCOP. *Meded. Fak. Landb. Wetenschappen, Gent*, **36**, 866-873.

HIGHNAM K. C., HILL L., MORDUE W., 1966. The endocrine system and oocyte growth in *Schistocerca* in relation to starvation and frontal ganglionectomy. *J. Insect Physiol.*, **12**, 977-994.

HILLE RIS LAMBERS D., 1966. Polymorphism in *Aphididae*. *Ann. Rev. Entomol.*, **11**, 47-78.

HRDY I., 1974. Effects of juvenoids on insecticide susceptible and resistant aphids (*Myzus persicae, Aphis fabae* and *Therioaphis maculata, Homoptera, Aphidinae*). *Acta entomol. bohemoslov*, **71**, 367-381.

HRDY I., ZELZNY J., HURKOVA J., MATOLIN S., WEYDA F., 1975. Juvenoids and some derived compounds as potential aphicides and miticides. *VIII Int. Plant. Prot. Congr.*, Moscou, section V, 97-105.

JOHNSON B., 1959. Effect of parasitization by *Aphidius plantensis* BRETHES on the developmental physiology of its host, *Aphis craccivora* KOCH. *Entomol. exp. appl.*, **2**, 82-99.

JOHNSON B., 1965. Wing polymorphism in aphids. II. Interaction between aphids. *Entomol. exp. appl.*, **8**, 49-64.

JONHSON B., 1966. Wing polymorphism in aphids. IV. The effect of temperature and photoperiod. *Entomol. exp. appl.*, **9**, 301-313.

JOHNSON B., BIRKS P. R., 1960. Studies on wing polymorphism in aphids. I. The developmental process involved in the production of the different forms. *Entomol. exp. appl.*, **3**, 327-339.

KAWADA K., 1964. The development of winged forms in the cabbage Aphid, *Brevicoryne brassicae* LINNAEUS. I. The influence of population density ; Photoperiod and Temperature. *Ber. Ohara Inst. Landw. Biol.*, XII, 189-195.

KAWADA K., 1965. The development of winged forms in the cabbage aphid, *Brevicoryne brassicae* LINNAEUS. II. The Period of Determination of Wing Development. *Ber. Ohara Inst. Landw. Biol.*, XIII, 1-5.

KAWADA K., 1967. The effect of photoperiod, temperature and population density on the production of sexual forms in the cabbage aphid *Brevicoryne brassicae* L. *Ber. Ohara Inst. Landw. Biol.*, **14**, 17-25.

KAWADA K., 1969. The density effects on the development of winged-forms of the cabbage aphid *Brevicoryne brassicae* L. *Nogaku Kenkyu*, **53**, 15-19.

KENNEDY J. S., STROYAN H. J. G., 1959. Biology of aphids. *Ann. Rev. Entomol.*, **4**, 139-160.

KITZMILLER J. B., 1950. The time interval between determination and differentiation of wings, ocelli and wing muscles in the aphid *Macrosiphum sanborni* GILLETTE. *Amer. Naturalist*, **84**, 23-50.

KUHR R. J., CLEERE J. S., 1973. Toxic effects of synthetic juvenile hormones on several aphid species (Homopt.). *J. econ. Entomol.*, **66**, 1019-1022.

LAMB K. P., WHITE D., 1966. Effect of temperature, starvation and crowding on production of alate young by the cabbage aphid (*Brevicocoryne brassicae*). *Entomol. exp. appl.*, **9**, 179-184.

LECLANT F., 1973. Aspect écologique de la transmission de la sharka (Plum Pox) dans le Sud-Est de la France. *Ann. Phytopathol.*, **5**, 431-439.

LEES A. D., 1961. Clonal polymorphism in aphids, in « Insect polymorphism ». *Symp. nº* 1, *R. Ent. Soc. London*, **1**, 68-79.

LEES A. D., 1966. The control of polymorphism in aphids. *Adv. Insect Physiol.*, **3**, 207-277.

LEES A. D., 1967. The production of the apterous and alate forms in the aphid *Megoura viciae* BUCKTON with special reference to the role of crowding. *J. Insect Physiol.*, **13**, 289-318.

MCNEIL J., 1975. Juvenile hormone analogue : detrimental effects on the development of an endoparasitoid. *Science*, **180**, 640-642.

MARCOVITCH S., 1924. The migration of the *Aphididae* and the appearance of the sexual forms as affected by the relative length of daily light exposure. *Journ. Agric. Research*, **27**, 513-522.

MEIER W., FELS P., KOLAR O., 1975. Ueber die Wirkung von Juvenil hormon — Analogen als Wachstum regulatoren bei Blattlaüsen. *Bull. Soc. Entomol., Suisse*, **58**, 13-21.

MITTLER T. E., KLEINJAN J. E., 1970. Effect of artificial diet composition on wing production by the aphid *Myzus persicae*. *J. Insect Physiol.*, **16**, 833-850.

NASSAR S., STAAL G. B., 1971. A novel JH analogue with high activity on the green peach aphid *Myzus persicae*. *Abst. ent. Soc. Amer*, nº **423**.

NASSAR S. G., STAAL G. B., ARMANIOUS N. I., 1973. Effects and control potential of insect growth regulators with juvenile hormone activity on the greenbug. *J. Econ. Ent.*, **66**, 847-850.

NODA L., 1958. The emergence of winged viviparous female in aphid. IV. The effect of light on the development of winged form in *Rhopalosiphum prunifoliae*. *Jap. Appl. Ent. Zool.*, **2**, 227-232.

NODA I., 1961. The emergence of winged viviparous female in aphid. XI. Effects of some factors upon wing development in *Macrosiphum granarium*. *Mem. Ehime Univ.*, B **4**, 312-327.

SHAW M. J. P., 1970. Effects of population density on alienicolae of *Aphis fabae* SCOP. I. The effect of crowding on the production of alatae in the laboratory. II. The effects of crowding on the expression of migratory urge among alatae in the laboratory. III. The effect of isolation on the development of form and behaviour of alatae in a laboratory clone. *Ann. appl. Biol.*, **65**, 191-196, 197-303, 205-212.

TOBA H. H., PASCHKE J. D., FRIEDMAN S., 1967. Crowding as the primary factor in the production of the agamic alatae form of *Therioaphis maculata* (*Homoptera, Aphididae*). *J. Insect Physiol.*, **13**, 381-396.

VINSON J. W., WILLIAMS C. M., 1967. Lethal effects of synthetic juvenile hormone on the human body louse. *Proc. nat. Acad. Sci.*, U.S.A., **58**, 294-297.

WHITE D. F., 1965. Changes in size of the corpus allatum of a polymorphic insect. *Nature*, **208**, 807.

WHITE D. F., 1968. Cabbage aphid : effect of isolation on form and on endocrine activity. *Sciences*, **159**, 218-219.

WHITE D. F., 1968. Postnatal treatment of the cabbage aphid with a synthetic juvenile hormone. *J. Insect Physiol.*, **14**, 901-912.

WHITE D. F., 1971. Corpus allatum activity associated with development of wingbuds in cabbage aphid embryos and larvae. *J. Insect Physiol.*, **17**, 761-773.

WHITE D. F., 1972. Effect of varying dietary amino acid and sucrose concentrations on production of apterous cabbage aphids. *J. Insect Physiol.*, **18**, 1241-1248.

WHITE D. F., GREGORY J. M., 1972. Juvenile hormone and wing development during the last larval stage in aphids. *J. Insect Physiol.*, **18**, 1599-1619.

WHITE D. F., LAMB K. P., 1968. Effect of a synthetic juvenile hormone on adult cabbage aphids and their progeny. *J. Insect Physiol.*, **14**, 395-402.

WILKINSON J. D., IGNOFFO C. M., 1973. Activity of a juvenile hormone analogue on a parasitoid, *Apantcles rubecula* via its hots, *Pieris rapae*. *J. econ. Entomol.*, **66**, 643-645.

YASUE Y., KAWADA K., 1969. The role of photoperiod and temperature in relation to population density on the wing development of the cabbage aphid *Brevicoryne brassicae* L. *Nogaku Kenkyie*, **53**, 21-24.

Ann. Zool.-Écol. anim., 1976, **8** (3), 315-329.

ÉTABLISSEMENT D'UN MODÈLE DE DYNAMIQUE DE POPULATION D'*HETERODERA PALLIDA* STONE : APPLICATIONS A UN CAS PRATIQUE DE LUTTE INTÉGRÉE

D. MUGNIERY
avec la collaboration technique de Madeleine OGER

Laboratoire de Recherches de la Chaire de Zoologie,
Centre de Recherches de Rennes, I. N. R. A., E. N. S. A.,
65, rue de Saint-Brieuc,
35042 Rennes Cedex

RÉSUMÉ

Par transformation simple des données d'analyse, il est possible d'établir un modèle de dynamique des populations d'*H. rostochiensis* (*sensu lato*). La liaison étudiée entre le niveau initial des populations et les taux de multiplication observés sur pomme de terre est de type exponentiel. Par analyse simple de covariance, cette liaison permet de montrer que, à durée de végétation identique, les variétés sensibles ne multiplient pas les nématodes avec la même intensité. Pour une même variété, plus la durée de végétation est longue, plus la multiplication du nématode est forte. Par récolte hâtive, correspondant à un stade particulier du développement des nématodes, on peut faire diminuer ou stagner les populations. Le problème revient à déterminer *a priori* cette date de récolte tout en respectant les impératifs économiques.

La lutte intégrée contre les nématodes à kystes de la pomme de terre, *Heterodera rostochiensis* WOLL et *H. pallida* STONE, consiste à associer diverses méthodes particulières d'intervention — traitement de sol, culture de variétés résistantes et non hôtes, jachère — avec la culture de variétés sensibles de pomme de terre. L'ensemble conduit à une rotation qui laisse, après un cycle complet, le terrain moins contaminé qu'il ne l'était au départ. Les diminutions de populations dues à ces diverses méthodes d'intervention doivent donc contrebalancer la multiplication des nématodes à kystes sur les variétés sensibles. La rentabilité économique de l'opération sera d'autant plus grande que l'on utilisera des variétés hôtes assurant des taux de multiplication très faibles.

De fait, les variétés de pommes de terre ne multiplient pas les nématodes avec la même intensité (KORT, 1966) et DEN OUDEN (1974) a pu classer, par des expériences conduites en pot, dix variétés différentes selon leur capacité multiplicatrice. L'objet du travail présenté ici est donc, dans un premier temps, de définir, sur le terrain, et dans les conditions naturelles de culture, un type ou une variété de pomme de terre hôte le moins favorable à la multiplication des nématodes et susceptible d'intéresser économiquement les agriculteurs concernés.

Le choix établi, il convient ensuite d'étudier les moyens propres à réduire au maximum les taux de multiplication des déprédateurs. DEN OUDEN (1968) a pu montrer que des récoltes précoces peuvent réduire considérablement la multiplication des nématodes à kystes sur une variété de pomme de terre donnée. Nous étudierons donc dans un deuxième temps cette possibilité culturale de limitation des populations.

Cependant, le préliminaire indispensable à ce genre d'étude est d'établir un modèle mathématique permettant, d'après les résultats d'expérimentation de terrain, d'interpréter statistiquement les différences observées entre diverses variétés pour pouvoir les comparer.

I. — MODÉLISATION DES DYNAMIQUES DE POPULATIONS

Classiquement, après culture de pomme de terre, on établit graphiquement la relation existant entre la population initiale avant culture Pi et la population finale après culture Pf. Les taux de multiplication $tx = Pf/Pi$ s'en déduisent implicitement mais sans qu'il soit possible, autrement que subjectivement, de savoir si les différences graphiques observées sont significatives ou non.

SEINHORST (1967) construit un modèle mathématique liant les populations initiales aux populations finales, ne tenant cependant pas compte de l'influence de la compétition interspécifique pour la nourriture sur la croissance et la mortalité des nématodes avant le stade adulte parental. La relation finale est de la forme $Pf = \frac{-a}{\text{Log } q}(1 - q^{Pi})$. L'utilisation statistique de cette formule est complexe car elle nécessite l'appréciation préalable de deux constantes a et q pour obtenir une régression linéaire après transformation semi-logarithmique. La même conclusion prévaut pour le modèle décrit par JONES (1966) dans lequel $Pf = \frac{a(1-b)\,Pi}{1+(a-1)\,Pi} + b\,Pi$. Par contre, RAEUBER et STELTER (1970 et 1971) établissent un modèle beaucoup plus simple de la forme $Pf = Pi\,(a_0 - a_1 \log Pi)$: il est possible d'obtenir une régression linéaire entre les taux de multiplication observés $tx = \frac{Pf}{Pi}$ et la population initiale Pi exprimée en logarithmique. Ces auteurs n'admettent cependant la validité de cette relation qu'en dessous d'un certain niveau de population initiale fixé, dans leurs expérimentations, à 300 larves par cm³ de sol.

A l'aide des expérimentations réalisées en particulier à Saint-Malo en 1973 et 1974, nous avons cherché à établir une relation simple entre les taux de multiplication et la population initiale, facilement utilisable pour l'analyse statistique et dont la validité puisse être acceptable quels que soient les niveaux de population initiale.

A. — *Matériel et méthode*

En 1973, 33 parcelles d'expérimentation de 20 m² chacune, ayant les mêmes précédents culturaux, sont cultivées en pomme de terre, variété *Maryke*. Ces parcelles sont infestées naturellement par *H. pallida*, race E, depuis des niveaux très faibles à moyens, 0,2 à 30 larves viables par gramme de sol (Lv/g). La plantation est effectuée le 12 mars et la récolte le 25 juin ; compte tenu du type de variété utilisée moyenne à demi-tardive, l'arrachage est très précoce.

En 1974, 21 parcelles de même dimension sont cultivées en *Sirtema*. En 1973, divers précédents culturaux ont été utilisés de manière à pouvoir obtenir une gamme d'infestation très large : 2 à 200 Lv/g. La plantation est effectuée le 20 mars, la récolte le 11 juin. La variété *Sirtema* étant précoce, la récolte est donc réalisée un peu plus tôt que la normale.

Les échantillons de terre sont prélevés à la gouge de 20 cm de long et 1,5 cm de diamètre. Quarante prises élémentaires prélevées par parcelle selon un quadrillage fixe constituent l'échantillon.

Le dixième de l'échantillon est analysé après passage dans un homogénéisateur dérivé de celui décrit par COOLEN et D'HERDE (1972). Les kystes sont extraits par simple flottaison dans l'eau, triés, dénombrés et écrasés en totalité pour en apprécier le contenu larvaire. Les résultats sont exprimés en larves viables par gramme de sol (Lv/g).

B. — *Résultats*

L'ensemble des résultats obtenus en 1973 et 1974 permet de donner une représentation graphique des évolutions de populations après culture des variétés *Maryke* et *Sirtema* (fig. 1). On constate l'existence, pour chaque variété, d'un niveau de popu-

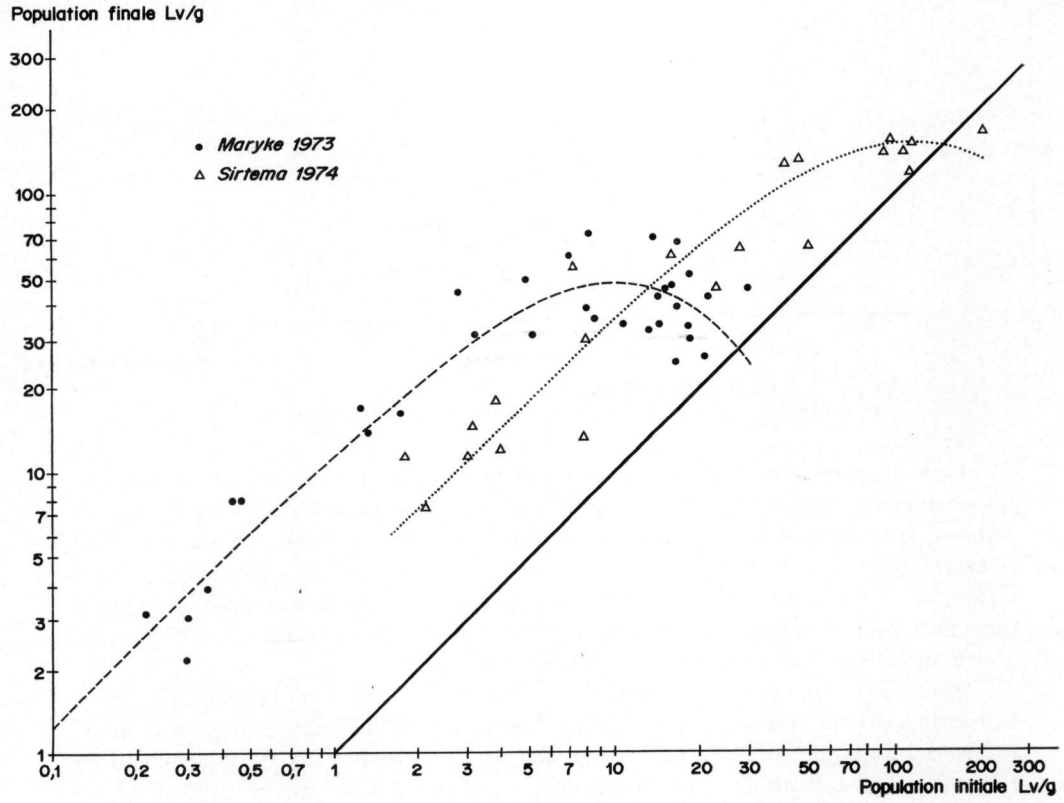

FIG. 1. — *Évolution des populations d'*Heterodera pallida *après culture de variétés de pomme de terre hôtes. Ajustement selon le modèle étudié*

lation initiale caractérisé par un taux de multiplication égal à un. Ce niveau correspond à un seuil dit d'équilibre : en deçà de ce seuil, les taux de multiplication augmentent très fortement puis tendent à se stabiliser pour des populations initiales basses. De ces résultats, on peut graphiquement voir la liaison existant entre les populations initiales P*i* et le taux de multiplication *tx*. Cette relation est représentée pour la variété *Maryke* par la figure 2. La forme de cette liaison évoque l'existence, entre ces deux données, d'une relation du type exponentiel, et une transformation semi-logarithmique doit rendre linéaire cette relation.

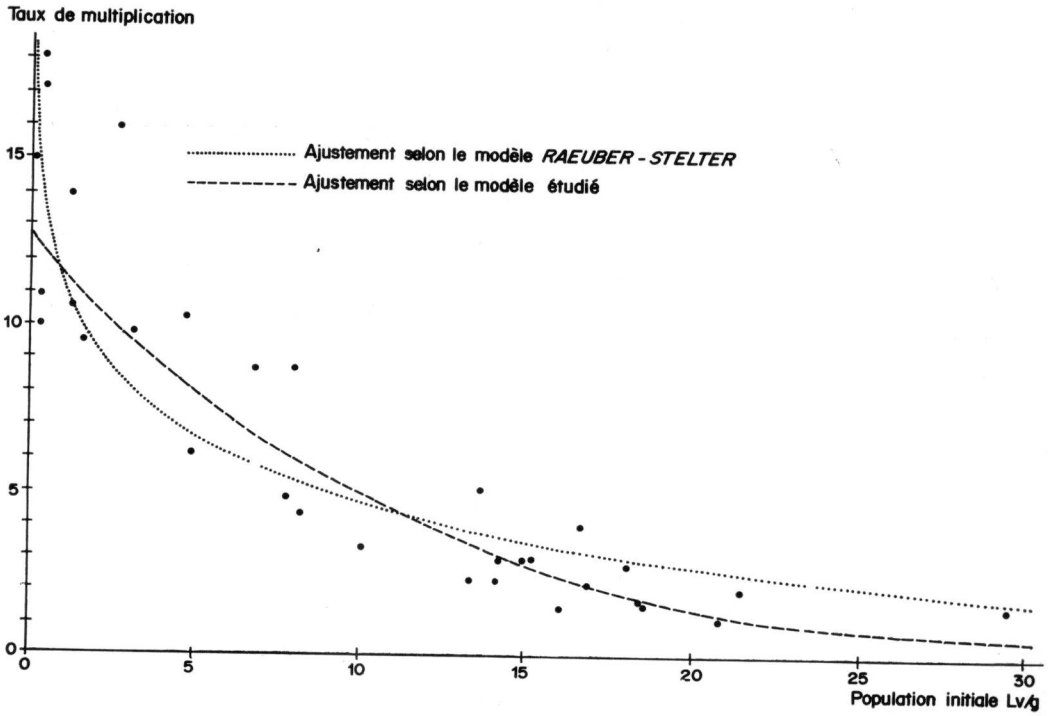

FIG. 2. — *Relation existant entre le niveau d'infestation initiale et les taux de multiplication observés. Ajustement comparatif de deux modèles différents*

Cette transformation a été étudiée en utilisant les données issues de la figure 2. Les coefficients de corrélation sont de — 0,90 et —0,79 pour les variétés *Maryke* et *Sirtema*. Mais l'hypothèse de linéarité ne peut être testée puisque, comme pour tout essai de terrain, il n'existe pas de répétition de parcelles ayant des populations initiales identiques. Cependant, cette transformation n'est pas satisfaisante pour les populations initiales moyennes dont les taux de multiplication correspondants ont tendance à être surestimés par la régression établie.

Pour redresser cette régression, il est nécessaire de se reporter au phénomène biologique. JONES (1969), HIJINK (1972), MUGNIERY et ZAOUCHI (1973) en Grande-Bretagne, Hollande, Algérie, admettent que les plus petits taux de multiplications observés après culture de variétés sensibles ou résistantes se situent vers × 0,2. Ce taux minimum signifie d'ailleurs que, même en présence d'une plante attractive, 20 p. 100 du contenu des kystes n'éclôt pas spontanément.

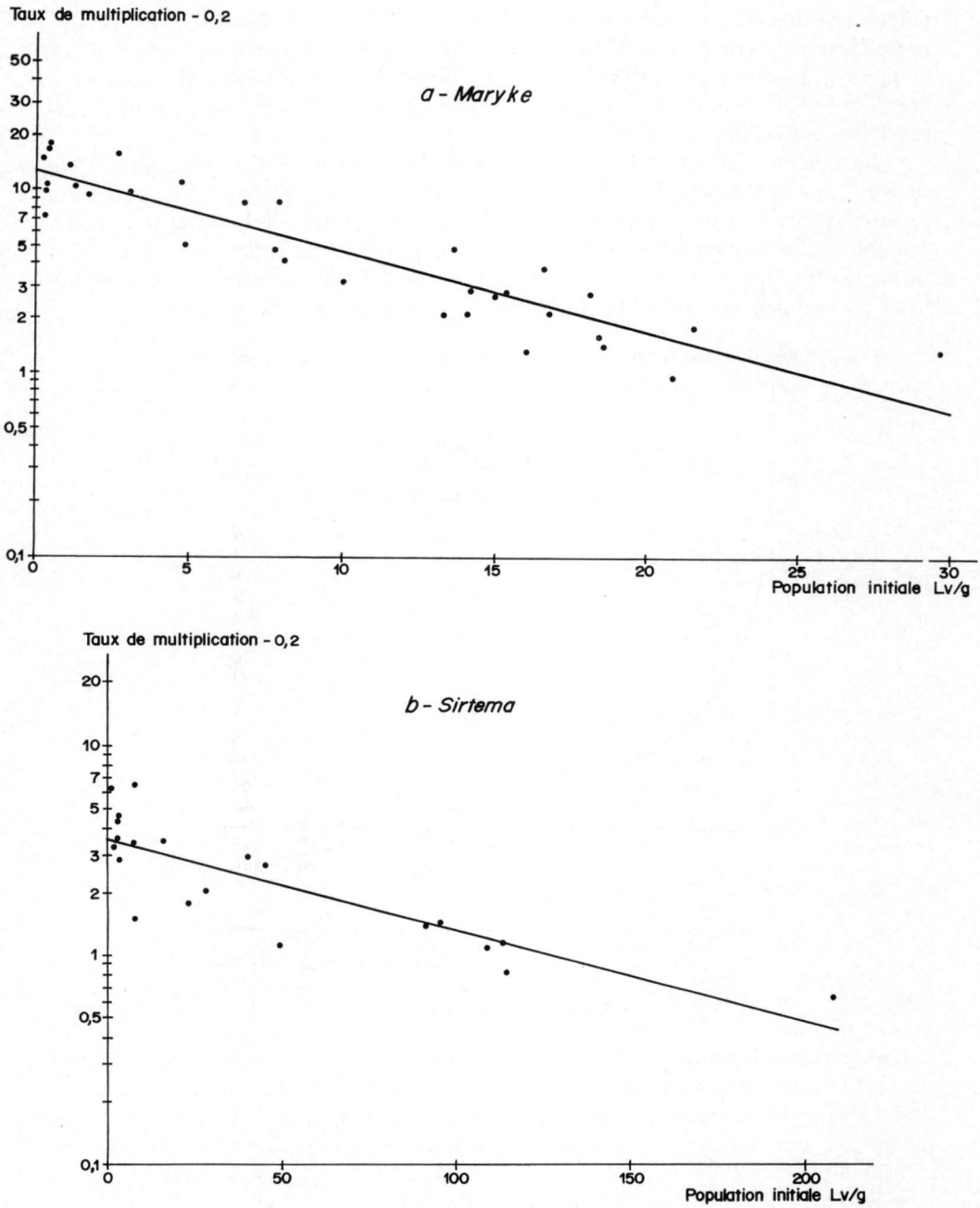

FIG. 3. — *Régression existant entre le niveau d'infestation initiale d'*H. pallida *et les taux de multiplication observés après culture de deux variétés de pomme de terre hôtes*

La transformation semi-logarithmique Log (tx — 0,2) est donc étudiée sur les données brutes observées. Les coefficients de corrélation sont de — 0,92 et — 0,84 respectivement pour les variétés *Maryke* et *Sirtema*. Les régressions sont représentées en figure 3. Là encore, on ne peut pas tester l'hypothèse de linéarité, mais elle semble graphiquement admissible. Il est à remarquer également l'augmentation du coefficient de corrélation.

Nous avons également fait figurer (fig. 2) l'ajustement réalisé grâce au modèle de RAEUBER et STELTER (1970). Pour les variétés *Maryke* et *Sirtema*, les coefficients de corrélation sont de —0,84 et —0,78. De même, en utilisant, à partir de leurs graphiques, les données citées par ces deux auteurs, nous avons comparé les deux types de modèle (fig. 4). Les coefficients de corrélation sont cette fois-ci beaucoup plus proches —0,88 et —0,86, avec avantage pour le modèle décrit ci-dessus.

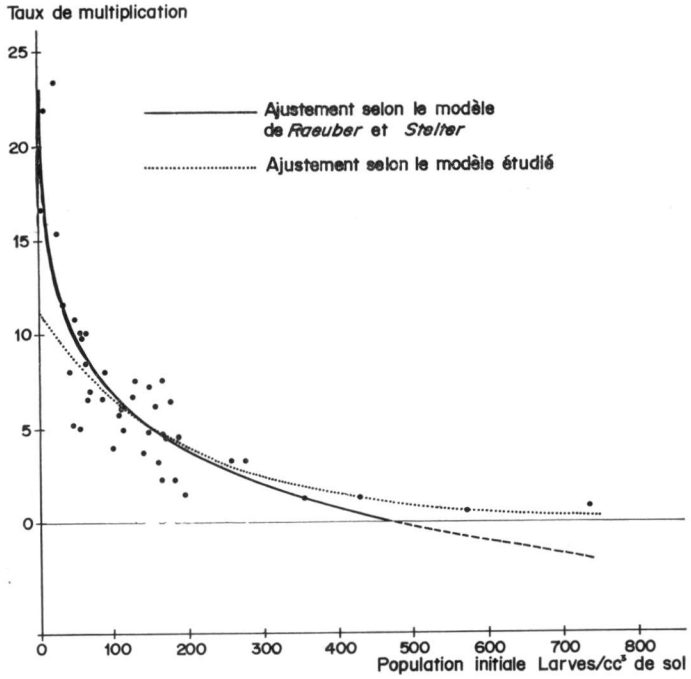

FIG. 4. — *Ajustement comparatif du modèle étudié et du modèle de* RAEUBER *et* STELTER *d'après les données de ces auteurs*

A partir de la régression Log (tx — 0,2)/Pi que nous admettrons linéaire, on peut reconstituer la liaison existant entre la population initiale et finale. Cette liaison théorique est représentée par les courbes tracées sur la figure 1. On remarquera que le modèle obtenu s'ajuste de manière très satisfaisante avec les résultats observés.

C. — *Discussion*

Comme dans tout essai de modélisation, il serait illusoire de croire que le modèle décrit ci-dessus corresponde exactement à la réalité. Le fait que les coefficients de corrélation soient très proches de —1 tend cependant à montrer qu'il s'en approche

de très près. La relation entre population initiale et finale est de la forme $Pf = Pi\ (0{,}2 + e^{a\,Pi + b})$. La constante b est d'une importance toute particulière car elle est en relation directe avec le taux maximum de multiplication (Tx) des nématodes sur une variété donnée selon la formule : $b = \text{Log}\ (Tx - 0{,}2)$.

Le modèle établi présente le double avantage de permettre d'utiliser, sans distorsion notable, les résultats issus de parcelles dont la gamme d'infestation est très étendue et de se présenter sous forme de régression linéaire qui permet, par simple analyse de covariance, de comparer statistiquement les régressions entre elles.

Il sera, par conséquent, primordial de comparer les pentes et surtout les ordonnées à l'origine. Celles-ci correspondront au taux maximum de multiplication des nématodes, et dans le sens des relations plantes-parasites, au potentiel maximum de multiplication d'une variété vis-à-vis d'une race d'*Heterodera*. Nous pouvons remarquer que pour les deux exemples étudiés, le potentiel maximum est différent : × 12,75 en 1973 pour la variété *Maryke*, × 3,78 en 1974 pour la variété *Sirtema*. Le facteur « année » est ici très important car nous verrons qu'en 1974, la multiplication d'*H. pallida* à Saint-Malo a été très réduite.

Enfin l'utilisation de ce modèle permettra de mesurer les seuils d'équilibre des populations et de tester les différences observées entre plusieurs variétés ou sur une même variété entre plusieurs dates d'arrachage ou plusieurs types d'intervention.

II. — INFLUENCE COMPARÉE DE DEUX VARIÉTÉS ET DE DEUX DATES DE RÉCOLTE SUR LA MULTIPLICATION D'*H. PALLIDA*

Nous utiliserons le modèle obtenu précédemment pour tester l'influence comparée de deux variétés de pomme de terre, *Roseval*, variété demi-tardive et *Sirtema*, variété précoce, et l'importance à accorder à la date d'arrachage sur la multiplication d'*H. pallida*.

A. — *Matériel et Méthode*

Le 12 mars 1973, deux variétés de pomme de terre, *Roseval* et *Sirtema* sont plantées respectivement sur 14 et 16 parcelles d'expérimentation de 20 m², infestées par la race « E » d'*H. pallida*. Pour chaque variété, il est procédé à deux arrachages, les 4 et 25 juin.

Le même protocole est suivi en 1974 avec les mêmes variétés. Les plantations sont réalisées le 26 mars et la récolte les 11 et 26 juin. Vingt-quatre parcelles sont plantées en *Roseval* et 35 en *Sirtema* dont 9 sont très peu infestées. Pour ne pas introduire un biais en comparant des régressions n'ayant pas la même étendue, les données issues de ces 9 parcelles sont éliminées de l'analyse statistique. Celle-ci portera donc sur 24 parcelles de *Roseval* et 24 parcelles de *Sirtema*.

B. — *Résultats*

En utilisant le modèle décrit précédemment, on peut, pour les deux variétés testées, et ceci selon les deux dates de récolte, calculer des régressions linéaires entre populations initiales et taux de multiplication. Les coefficients de corrélation sont tous hautement significatifs et les droites de régression sont représentées par les figures 5 *a* et 5 *b*. On trouvera en tableau 1 les résultats statistiques de l'analyse

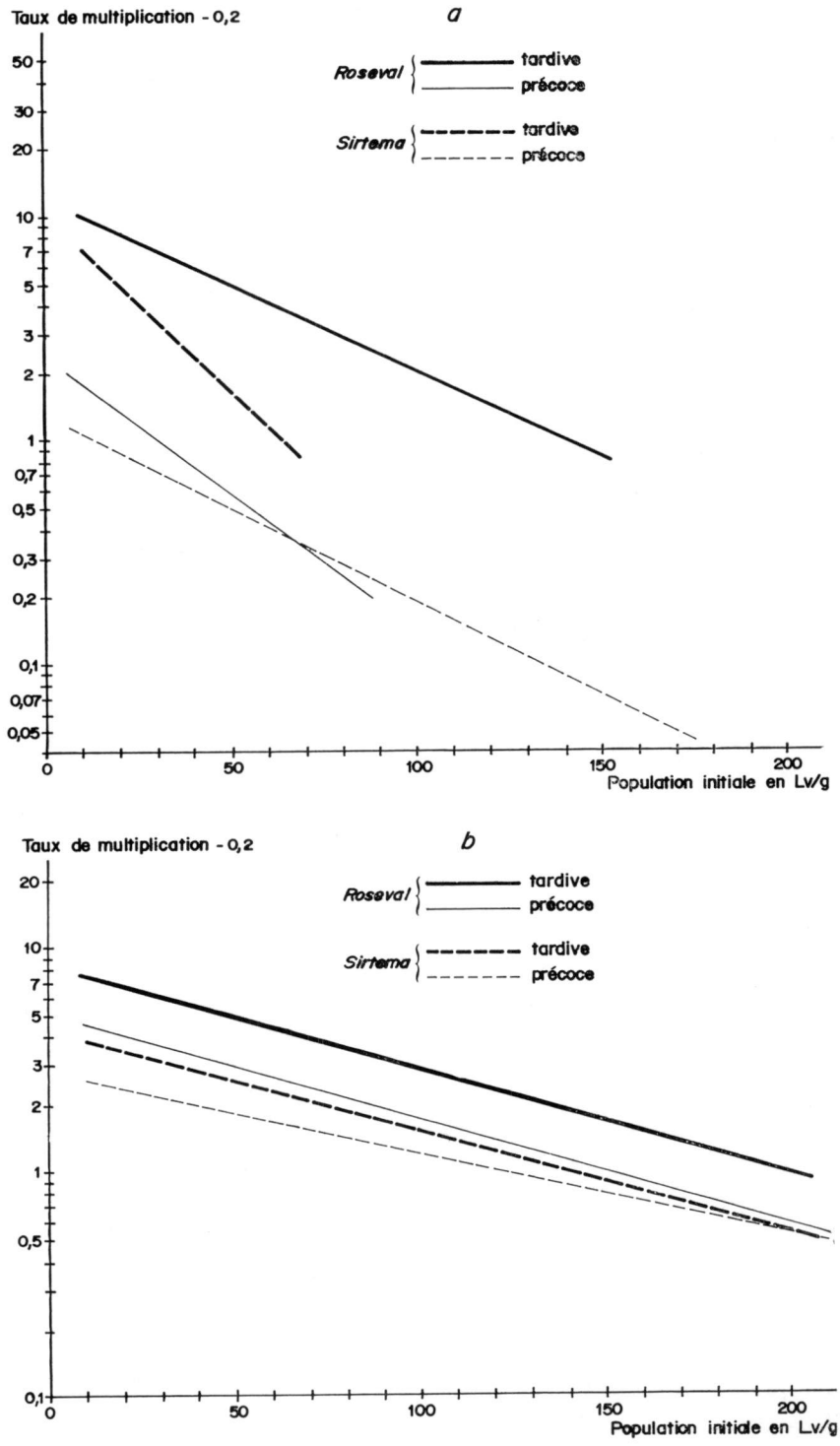

FIG. 5. — *Influence de la variété et de la date de récolte de pomme de terre sur les taux de multiplication d'*H. pallida

a : résultats obtenus à Saint-Malo en 1973
b : résultats obtenus à Saint-Malo en 1974

TABLEAU I

*Analyse de covariance entre les régressions liant les populations initiales aux taux de multiplication d'*H. pallida *en fonction des variétés et des dates de récolte*

	Facteurs comparés	Variance	Pente	Ordonnée à l'origine
1973	*Roseval* tardive/*Roseval* précoce	$F_5^5 = 2,05$	$F_{10}^1 = 2,91$	$F_{11}^1 = 60,60^{***}$
	Sirtema tardive/*Sirtema* précoce	$F_6^6 = 3,75$	$F_{12}^1 = 1,81$	$F_{13}^1 = 27,28^{***}$
	Roseval tardive/*Sirtema* tardive	$F_5^6 = 1,14$	$F_{11}^1 = 5,82^{*}$	
	Roseval précoce/*Sirtema* précoce	$F_5^6 = 2,09$	$F_1^1 = 0,92$	$F_{12}^1 = 0,75$
1974	*Roseval* tardive/*Roseval* précoce	$F_{10}^{10} = 1,13$	$F_{20}^1 = 0,02$	$F_{21}^1 = 34,73^{***}$
	Sirtema tardive/*Sirtema* précoce	$F_{10}^{10} = 1,33$	$F_{20}^1 = 1,39$	$F_{21}^1 = 11,46^{**}$
	Roseval tardive/*Sirtema* tardive	$F_{10}^{10} = 1,15$	$F_{20}^1 = 0,01$	$F_{21}^1 = 20,70^{***}$
	Roseval précoce/*Sirtema* précoce	$F_{10}^{10} = 1,30$	$F_{20}^1 = 0,83$	$F_{21}^1 = 4,43^{*}$

Résultats de l'analyse statistique : *, **, *** : différence significative aux seuils 5 p. 100, 1 p. 100 et 1 p. 1 000.

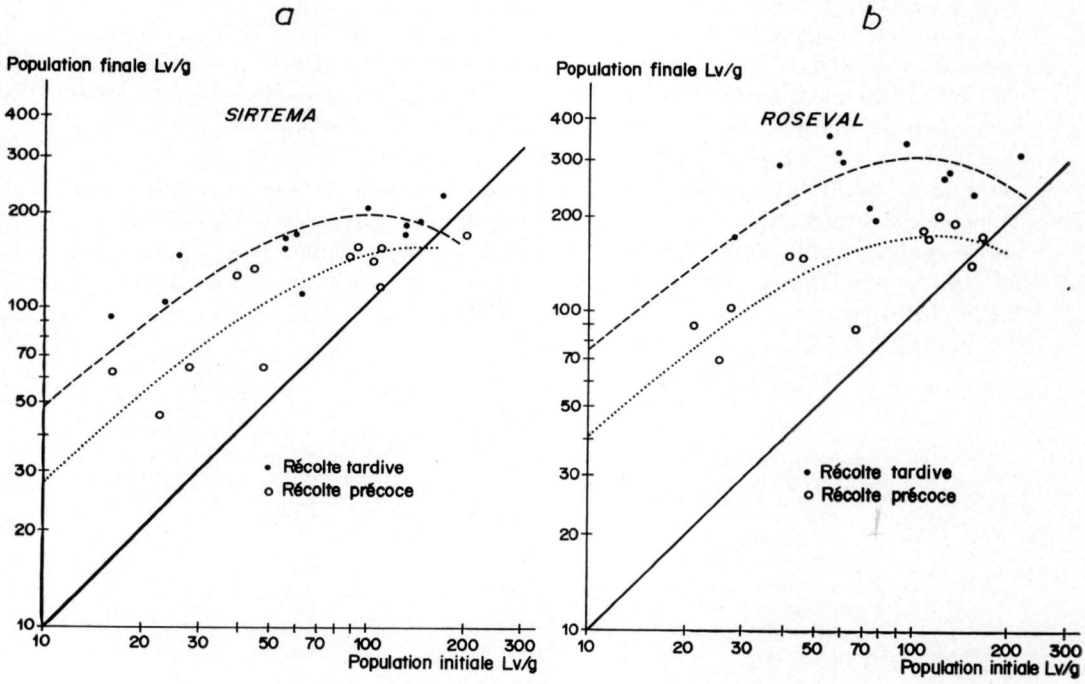

FIG. 6. — *Évolution en 1974 des populations d'*H. pallida *après culture de deux variétés de pomme de terre récoltées à deux dates différentes. Ajustement réalisé selon le modèle étudié*

a : après culture de variété *Sirtema*
b : après culture de variété *Roseval*

de covariance. La relation graphique existant entre population initiale et population finale, reconstituée à partir des régressions calculées, est représentée sur les figures 6 *a* et 6 *b* pour l'année 1974.

C. — *Discussion*

On notera entre les deux années de fortes analogies et des grandes différences : pour une variété donnée, les dates d'arrachage apparaissent très importantes sur les taux de multiplication. Les taux les plus forts sont observés pour les arrachages les plus tardifs et les différences sont, sur deux ans et sur deux variétés, hautement significatives. Cette conclusion confirme en partie les travaux de DEN OUDEN (1968) qui trouve une différence de multiplication des nématodes de 33 p. 100 entre parcelles récoltées en juillet et parcelles récoltées très tardivement. Par contre, il n'est pas possible de n'admettre, comme cet auteur, aucune différence significative entre les seuils d'équilibre. En 1974 et surtout en 1973 ces seuils d'équilibre diffèrent statistiquement entre les deux arrachages pour les deux variétés.

Il est important de noter également que les pentes des droites de régression ne diffèrent pas significativement entre les deux dates de récolte et qu'à une exception près, très proche du seuil de signification de 5 p. 100, les pentes afférentes aux deux variétés ne diffèrent pas pour une même date d'arrachage. Ceci signifie que le comportement des nématodes est identique pour les deux variétés testées et les deux arrachages considérés : seule diffère l'importance du taux de multiplication.

Pour une même date de récolte, les différences intervariétales sont très nettes : pour les arrachages tardifs, la variété *Roseval* multiplie statistiquement beaucoup plus *H. pallida* que la variété *Sirtema*. On peut définir, pour comparaison, un potentiel maximum de multiplication correspondant à l'ordonnée à l'origine rectifié de + 0,2 des droites de régression. Pour chaque variété et chaque date de récolte, ces potentiels maxima de multiplication sont représentés dans le tableau 2. On remarquera que la même conclusion tend à s'imposer pour les récoltes hâtives, bien que les différences soient beaucoup plus faibles. Les résultats de 1974 sont à la limite de la signification au seuil de 5 p. 100 et ceux de 1973 ne sont pas significatifs, mais on retrouve la même hiérarchie.

TABLEAU 2

Potentiel maximum de multiplication des variétés Roseval *et* Sirtema *récoltées à deux dates différentes*

Variété	1973	1974
Roseval tardive	11,76	8,42
Roseval précoce	2,36	4,44
Sirtema tardive	10,42	5,36
Sirtema précoce	1,29	3,04

Pour la signification des différences, se reporter à l'analyse statistique du tableau 1.

Il faut remarquer la différence très nette des taux de multiplication entre 1973 et 1974. Les conditions climatiques et, en particulier, une sécheresse intense lors de la copulation ont réduit considérablement les multiplications d'*H. pallida* en 1974.

Enfin, d'un point de vue plus économique, on peut noter que, même pour la deuxième récolte, la variété *Roseval*, demi-tardive, n'est pas à complète maturité et la tubérisation n'est pas achevée. On peut supposer, en accord avec DEN OUDEN (1968) qu'en allongeant encore la durée de vie du végétal, et en récoltant des tubercules à maturité, les taux de multiplication auraient été encore plus forts.

Ces conclusions permettent, dans un contexte de lutte intégrée, d'éliminer totalement la variété *Roseval* au profit de la variété *Sirtema*. La même conclusion a pu être apportée en 1973 à Noirmoutier vis-à-vis d'*H. rostochiensis* race « A », ce qui a permis en 1974 de faire diminuer considérablement les surfaces plantées en *Roseval* et de limiter cette variété aux parcelles non infestées. Il conviendra cependant de différencier précisément l'effet variétal proprement dit du caractère de plus ou moins grande précocité des variétés.

III. — RÉDUCTION DU POTENTIEL MAXIMUM DE MULTIPLICATION

Vis-à-vis d'une race ou d'une espèce de nématode à kyste de la pomme de terre, on peut déterminer, pour une variété, pour une date de récolte et pour une année données, un potentiel maximum de multiplication. Nous avons vu que, pour une variété, ce potentiel variait avec l'année et que, pour une année culturale, on pouvait le modifier considérablement en récoltant les tubercules plus ou moins tôt. Nous avons voulu étudier l'influence de récoltes échelonnées sur l'évolution de ce potentiel de multiplication pour savoir s'il était possible de le réduire à une valeur inférieure à 1. Une variété précoce, *Ostara*, a été utilisée dans ce but à Saint-Malo sur un terrain contaminé par *H. pallida*.

A. — *Matériel et méthode*

Huit parcelles contiguës de 20 m² ayant porté les mêmes précédents culturaux sont plantées en variété *Ostara* le 26 mars 1974. La contamination intraparcelle est assez homogène car les niveaux d'infestation se situent entre 14 et 46 Lv/g. Les sept premières parcelles sont récoltées à partir du 25 mai à raison d'une tous les sept jours, et ceci jusqu'au 6 juillet. Toutes les semaines, depuis la plantation jusqu'au 13 juillet, deux plantes sont prélevées dans la huitième parcelle et analysées au laboratoire par broyage-centrifugation pour noter l'évolution des stades endoracinaires. Dès la formation du stade femelle adulte, on apprécie, par leur broyage, l'évolution de l'embryogenèse et on distingue les larves infestantes complètement formées de l'ensemble constitué par les œufs et larves non développées. Le pourcentage des larves infestantes développées est appelé « kyste » par commodité, bien que cette dénomination ne soit pas parfaitement exacte. Cependant cette approximation est la seule possible sans erreurs importantes car dénommer kyste une femelle déjà brune conduisait à un biais flagrant : cette couleur apparaît par simple oxydation dès l'arrachage des plantes et se poursuit pendant le processus d'extraction à partir de jeunes femelles parfaitement blanches.

B. — *Résultats*

L'évolution des populations dans la parcelle de référence est représentée qualitativement par la figure 7. Les premières larves complètement développées appa-

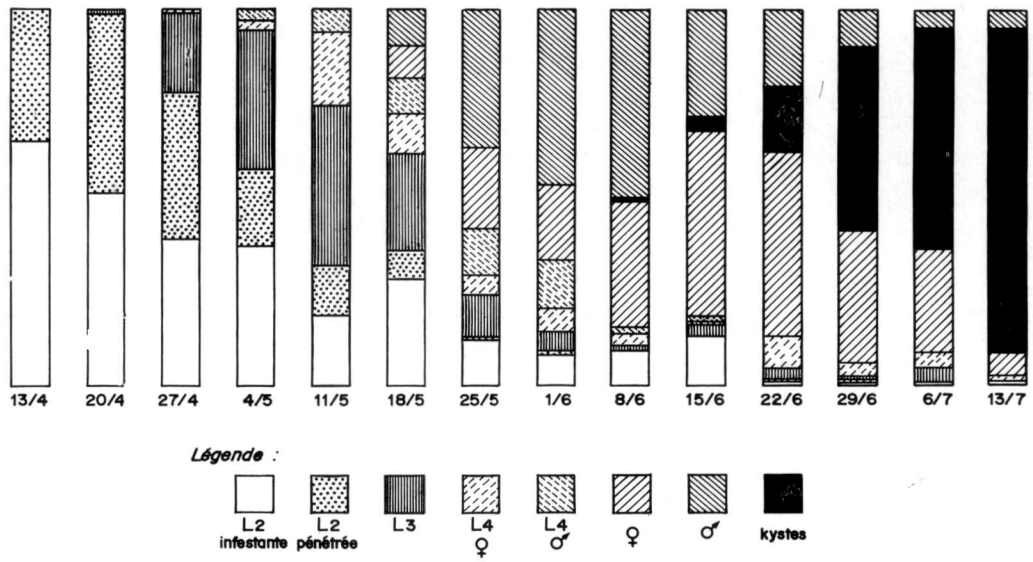

FIG. 7. — *Évolution structurelle dans le temps de population d'*H. pallida *dans les racines de la variété* Ostara *à Saint-Malo en 1974*

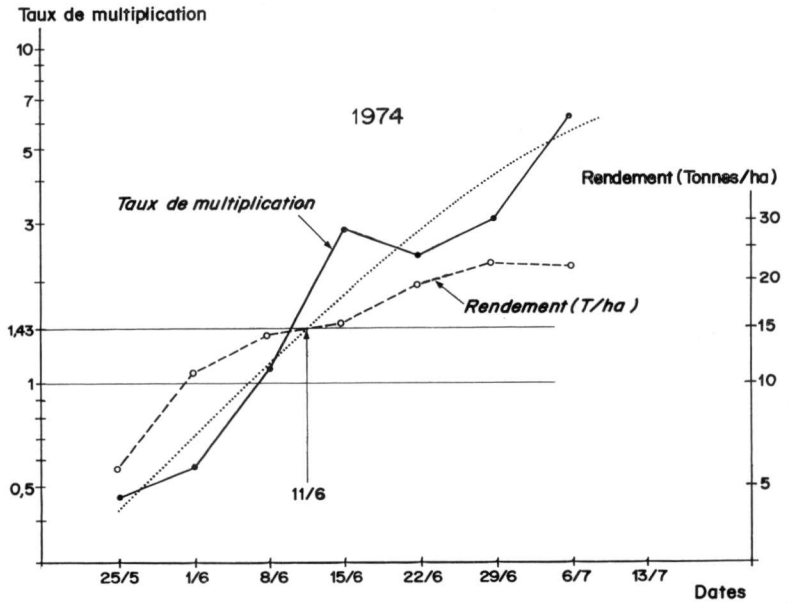

FIG. 8. — *Évolution dans le temps des rendements de pomme de terre, variété* Ostara *et des taux de multiplication d'*H. pallida *en 1974*

raissent dès le 8 juin et le cycle biologique de l'ensemble de la population est à peu près complètement bouclé vers le 13 juillet.

L'évolution du taux de multiplication en liaison avec le temps est représenté dans la figure 8. Comparativement a été figurée l'évolution des rendements en pomme de terre dont la reprise observée à partir du 15 juin est due à de fortes précipitations. L'ajustement du taux de multiplication en fonction du temps a été testé. Cet ajustement est représenté sur la figure 8. Le coefficient de corrélation calculé est de + 0,97**.

C. — *Discussion*

On remarque que l'évolution, avec le temps, du taux de multiplication s'effectue de manière assez régulière du 25 mai jusqu'au 6 juillet. Les deux premières dates de récoltes correspondent à des diminutions très sensibles des populations. Le troisième arrachage du 8 juin correspond à un taux de multiplication de 1, 11, donc très voisin de 1. L'ajustement calculé montre que le taux de 1 est atteint le 7 juin.

Par ailleurs, en 1972 et 1973, nous avons pu montrer, dans des parcelles de pomme de terre, une chute de population d'*H. pallida* de 30 p. 100 entre les mois de juillet et de février. Le niveau de maintien correspond donc à un taux de multiplication maximum de 1,43. Ce taux est atteint le 11 juin. Au-delà de cette date, les terrains seront plus infestés qu'avant culture et d'autant plus que la récolte est plus tardive.

On remarquera qu'il n'existe pas de rapport évident entre la formation des kystes et les taux de multiplication observés. Ceux-ci sont toujours beaucoup plus élevés que ne le laisse penser l'analyse qualitative des populations endoracinaires. Cette distorsion peut s'expliquer en admettant que les nématodes continuent leur développement sur les débris de racines laissés dans le sol à la récolte. Les taux de multiplication critiques sont atteints dès la fin du développement embryonnaire des premières larves infestantes néoformées. Si cette coïncidence se reproduit, ce qui sera contrôlé en 1975, on pourra déterminer aisément les dates d'arrachage critiques.

CONCLUSION

Grâce à l'établissement d'un modèle mathématique simple, il est possible d'établir la relation linéaire existant entre les niveaux de population exprimés en Log et les taux de multiplication. Par simple analyse de covariance, on peut éliminer d'une rotation les variétés, qui, toutes choses étant égales par ailleurs, provoquent des fortes multiplications des nématodes. Mathématiquement, on peut caractériser les variétés de pomme de terre par le potentiel de multiplication qu'elles offrent et retenir un potentiel très bas. Il apparaît que la variété précoce *Sirtema* est plus intéressante que la variété demi-tardive *Roseval*. Il conviendra de déterminer si cette caractéristique est commune aux variétés précoces ou s'il ne s'agit que d'un effet variétal. Ce potentiel de multiplication peut être considérablement abaissé par des récoltes hâtives qui, d'un point de vue économique, ne peuvent être envisagées que pour les variétés précoces. Entre deux dates d'arrachage, la dernière est toujours celle qui laisse le terrain le plus infesté. Préconiser une telle méthode culturale doit aider

considérablement dans la lutte contre les nématodes à kystes de la pomme de terre. Mais si l'on désire continuer la monoculture, il devient nécessaire d'avancer la récolte de telle manière que les taux de multiplication restent inférieurs à 1. En 1974, ce procédé était possible, mais la détermination de la date critique n'a pu se faire qu'*a posteriori*. Selon les années et donc les conditions climatiques, cette date peut varier sensiblement. Il conviendra donc de préciser la valeur de la coïncidence de cette date avec l'apparition d'un stade particulier des nématodes, par exemple, le complet développement des premières larves néoformées, ce qui donnerait un repère commode à apprécier.

La difficulté majeure d'application de cette technique proviendra certainement des aspects économiques : en effet, on observe toujours une variabilité des cours de la pomme de terre primeur tant dans le temps qu'en valeur absolue. Les dates d'arrachage préconisées peuvent ne pas coïncider avec l'optimum économique de l'année en cours. Cependant en 1974, ce compromis s'est heureusement trouvé et le produit brut/ha réalisé avec un arrachage effectué à la date critique était supérieur, malgré un rendement plus faible, à celui réalisé une ou deux semaines plus tard. On peut penser que cet avantage se répercutera, en outre, sur les rendement de l'année suivante puisque les niveaux de contamination auront baissé.

Reçu pour publication en mars 1976.

SUMMARY

MATHEMATICAL MODEL OF THE POPULATION DYNAMICS
OF *HETERODERA PALLIDA* STONE
POSSIBILITIES OF UTILIZATION
IN A PRACTICAL CASE OF INTEGRATED CONTROL

It is possible to build a mathematical model of dynamics of potato cyst nematodes populations (*Heterodera rostochiensis, sensu lato*). This model allows to obtain a linear regression between initial population and rate of multiplication after transformation : by covariance analysis, it is possible to show that the sensible host varieties of potato do not multiply the nematodes with the same rate. For one variety, the more the harvest is late, the more the rate of multiplication is high. By the mean of early potatoes crop and early lifting, the monoculture of sensible potatoes is possible on infested soil. The probleme consists in determining *a priori* the time of lift, may be by observation of peculiar state of development of cyst nematode.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

COOLEN W. A., D'HERDE C. J., 1972. A method for the quantitative extraction of nematodes from plant tissue. Ministry of agriculture, Agricultural research administration. State Agricultural Research Centre, Ghent, 77 p.

HIJINK M. J., 1972. An integrated approach in the control of potato root eelworm *H. rostochiensis*. *Bull. O.E.P.P.*, **7**, 41-48.

JONES F. G. W., 1965. The population dynamics and population genetics of the potato cyst-nematode *Heterodera rostochiensis* WOLL on susceptible and resistant potatoes. *Rep. Rothamsted exp. Stn*, 301-316.

JONES F. G. W., 1969. Integrated control of the potato cyst nematode. *Proc. 5th Br. insectic. fung. Conf.*, 646-656.

KORT J., 1966. The occurrence of mixtures of pathotypes in *Heterodera rostochiensis* WOLL. *Meded. Landbow. Gent.*, **31**, 601-608.

MUGNIERY D., ZAOUCHI H., 1974. Mise au point de lutte intégrée contre le nématode à kystes de la pomme de terre en Algérie. Conférence O.E.P.P. sur *H. rostochiensis* Aarhus 9-11 juillet 1973.

DEN OUDEN H., 1968. Jaarverslag, 117-119.

DEN HOUDEN H., 1974. The multiplication of three pathotypes of the potato root eelworm on different potato varieties. *Neth. J. Pl. Path.*, **80**, 1-16.

RAEUBER A., STELTER H., 1970. Die Endverseuchung in Abhägigkeit von der Anfangspopulation bei *Heterodera rostochiensis* WOLL. *Biol. Zentralbl.*, **89**, 87-91.

SEINHORST J. W., 1967. The relationships between population increase and population density in plant parasitic nematodes. *Nematologica*, **13**, 157-171.

STELTER H., 1970. Eine populations dynamischc Studie über typ A des Kartoffelnematoden (*Heterodera rostochiensis* WOLL). *Nach. dtsch. Pflanzenschutzdienst Berl.*, **24**, 27-32.

STELTER H., 1971. Der Kartoffelnematode (*Heterodera rostochiensis* WOLL). *Wiss. Abhand.*, **59**, 290 p. Akademie Verlag, Berlin, 29.

Ann. Zool.-Écol. anim., 1976, **8** (3), 331-338.

LES EFFETS SECONDAIRES DES PESTICIDES AGRICOLES :

I. — Action de quelques fongicides sur le développement et la fécondité de *Blattella germanica* L.

J.-L. RIVIÈRE
avec la collaboration technique de Jocelyne Fernandez

Laboratoire de Phytopharmacie.
Centre national de Recherches agronomiques, I. N. R. A.,
Route de Saint-Cyr,
78000 Versailles

RÉSUMÉ

Blattella germanica est soumis à une intoxication chronique par 1 000 p.p.m. de fongicide dans la nourriture. Cinq produits sont testés : bénomyl, captane, mancozèbe, thiabendazole, thirame. Aucun de ces produits n'a d'effet néfaste sur la croissance larvaire. La fécondité est sans changement, sauf avec le thirame qui provoque une certaine stérilité.

INTRODUCTION

Les insectes ravageurs des cultures peuvent subir des traitements phytosanitaires variés au cours de leur vie : traitements insecticides, mais aussi fongicides et herbicides. La spécificité n'étant jamais totale, on peut s'interroger sur les répercussions physiologiques au niveau de l'insecte d'un contact répété avec ces substances toxiques.

Pour les fongicides, l'examen de la bibliographie fournit déjà des éléments de réponse : dans de rares cas, ceux-ci ont des propriétés insecticides à des doses normales d'emploi (McMullen, 1971 ; Delorme, 1976). Mais le plus souvent on constate des effets secondaires : réduction des populations d'auxiliaires, effet stérilisant, etc., dont on trouvera une bibliographie détaillée dans la mise au point de Besson, Joly et Touzeau (1974). On peut donc estimer qu'un fongicide exerce sur les insectes

une gamme d'effets très variés, allant, selon les espèces, de l'innocuité complète à une mortalité caractérisée avec comme intermédiaire des effets physiopathologiques divers.

Le présent travail a pour objectif de vérifier en laboratoire l'existence de ces effets secondaires et d'en préciser la nature et l'importance. De là, l'emploi d'une souche d'un insecte de laboratoire, permettant d'apprécier facilement des variations quantitatives, même faibles, de divers paramètres représentatifs de la croissance larvaire et du potentiel de reproduction.

I. — BIOLOGIE DE *BLATTELLA GERMANICA*

A. — *Reproduction*

Dans les conditions du laboratoire, telles qu'elles sont indiquées ci-après, l'accouplement de *Blattella germanica* intervient 3-5 jours et la ponte 8-9 jours après la mue imaginale. La femelle peut former des œufs par parthénogenèse, mais ces œufs ne se développent pas. Les œufs ne sont pas déposés, mais portés dans une oothèque à l'extrémité de l'abdomen de la femelle pendant tout le développement embryonnaire qui dure 16-17 jours. Après l'éclosion, l'oothèque est rejetée et 8-9 jours après ce rejet une nouvelle ponte a lieu, 25 jours après la première. Ce rythme est représenté figure 1.

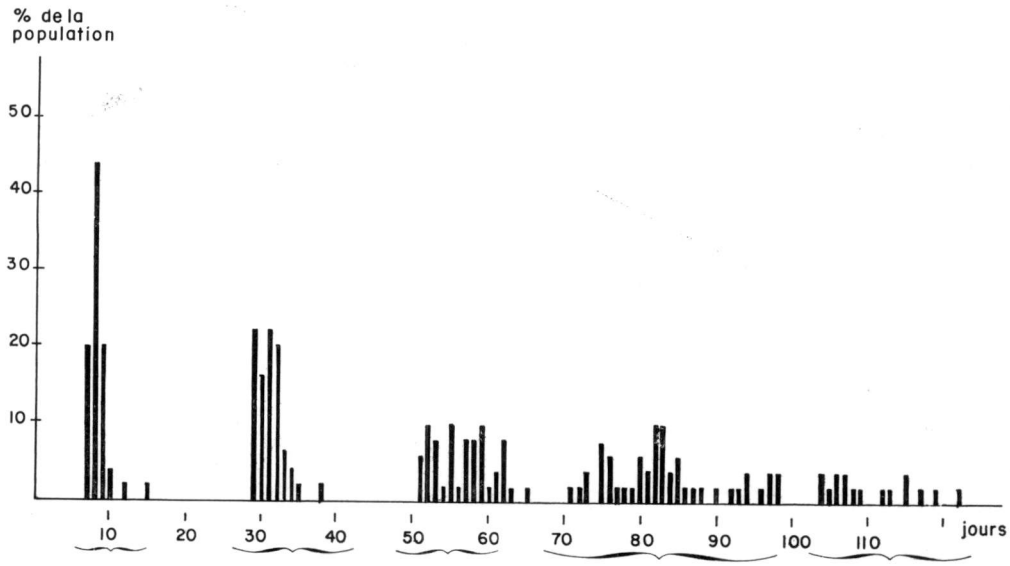

FIG. 1. — *Rythme de ponte des oothèques chez* Blattella germanica (données sur 50 femelles)

Les femelles au cours de leur vie imaginale peuvent pondre jusqu'à 6 oothèques (fig. 2), la productivité de ces oothèques diminuant progressivement avec l'âge (fig. 3).

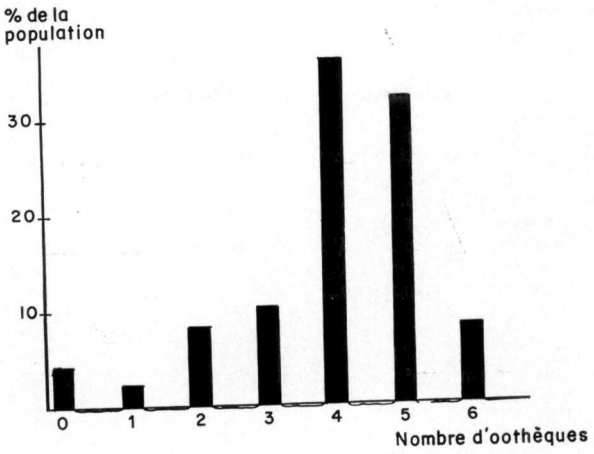

FIG. 2. — *Nombre d'oothèques pondus par une femelle pendant sa vie imaginale* (données sur 50 femelles)

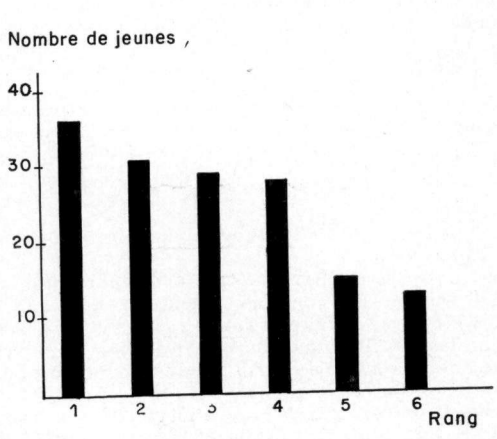

FIG. 3. — *Nombre de jeunes éclos par oothèque en fonction du rang de l'oothèque*

B. — *Croissance larvaire*

Il y a 6 stades larvaires, selon VAN HERREWEGE (1968). Aucune recherche particulière n'a été faite pour vérifier cette donnée dans nos conditions d'élevage. Le développement larvaire dure en moyenne 31-34 jours (voir données détaillées ci-après).

II. — MATÉRIEL ET MÉTHODES

A. — *Matériel*

a) *Souche :*

Les insectes utilisés proviennent d'une souche de laboratoire qui nous a été aimablement fournie par notre collègue Ch. VAN HERREWEGE de l'I.N.S.A. de Lyon.

b) *Température, hygrométrie :*

Pour assurer les conditions les plus constantes possible, l'élevage se fait dans une salle climatisée à 30°C et 62-67 p. 100 H.R.

c) *Nourriture :*

La farine employée a la composition suivante (VAN HERREWEGE, 1968, selon GORDON, 1958) :
— germe de blé : 75 p. 100,
— lait écrémé en poudre : 20 p. 100,
— levure de bière sèche : 5 p. 100.
Cette farine est systématiquement traitée à l'acétone (bien humecter 100 g de farine avec 70 ml d'acétone et laisser évaporer le solvant en remuant fréquemment). Ce traitement, inoffensif en lui-même, permet l'introduction homogène de contaminants dans la nourriture.

d) *Pesticides :*

Cinq fongicides ont été employés :

bénomyl	technique	(95 p. 100)
captane	—	(91 p. 100)
mancozèbe	—	($\simeq$ 80 p. 100)
thiabendazole	—	($<$ 99 p. 100)
thirame	—	(98 p. 100)

Le fongicide est dissous ou mis en suspension dans l'acétone et incorporé à la farine comme il a été indiqué précédemment. La concentration finale dans la nourriture est de 1 000 p.p.m.

e) *Manipulations d'insectes :*

Toutes les manipulations se font à l'aspirateur, dans des cuvettes à bord vaseliné. L'emploi du gaz carbonique est exclu, à cause de son action néfaste sur la croissance (BROOKS, 1965).

B. — *Conduite de l'élevage de masse*

Le but de l'élevage de masse est d'assurer une production régulière d'adultes dont la mue imaginale soit connue à 24 heures près.

L'élément de base est une cage en plastique transparent d'environ 27 × 14 × 8 cm, avec un zigzag en carton ondulé servant de refuge aux insectes et une trappe pour l'introduction de l'eau et de la nourriture. On dispose dans cette cage 12 mâles et 12 femelles âgés de 3 jours au plus qui seront éliminés au bout de 40 jours pour éviter d'avoir des larves d'âge différent, issus de 2 oothèques successives, dans la même cage. Au bout de 23-26 jours, les jeunes larves éclosent et se développent.

Vers 50 jours, les larves âgées, proches de la mue imaginale, sont réparties dans des bocaux en verre d'1 litre, à bord vaseliné, contenant un zigzag en carton ondulé et fermés par une gaze. On peut alors trier journellement le contenu de ces bocaux, si nécessaire, et obtenir ainsi des adultes dont la mue imaginale est connue à 24 heures près.

C. — *Essais*

a) *Croissance.*

Un *test de croissance* comprend exactement 100 jeunes larves âgées de 0-24 heures. Ces larves sont disposées avec soin dans une cage en plastique (17,5 × 11 × 4 cm) avec de l'eau et de la nourriture en suffisance. On vérifie qu'il n'y a pas de mortalité immédiate due aux manipulations, sinon on enlève immédiatement les larves mortes pour les remplacer par une quantité équivalente de larves vivantes. Au bout de 25 jours, les larves âgées sont transférées dans les bocaux en verre décrits précédemment et soumises à un tri journalier.

Chaque test de croissance a fait l'objet de 5 répétitions par traitement. Pour chaque test on a noté les paramètres suivants :

— *la mortalité larvaire* exprimée par le nombre d'adultes obtenus pour 100 jeunes larves.
— *le sex ratio.*
— *la durée moyenne du développement larvaire* pour chaque sexe (moyenne des durées de développement individuelles).

b) *Fécondité.*

Un *test de fécondité* comprend 22-25 femelles. Les élevages sont individuels : 1 petite cage en plastique (95 × 65 × 25 mm) reçoit 1 femelle et 2 mâles âgés de 0-24 h. Les insectes reçoivent de l'eau et de la nourriture traitée jusqu'à l'éclosion des jeunes de la 1re oothèque.

Chaque test de fécondité a fait l'objet de 3 répétitions par traitement. Pour chaque test, on a noté les paramètres suivants (pour la 1re oothèque) :

— *le nombre de femelles stériles :* une femelle est considérée comme stérile si elle n'a pas produit d'oothèque en 20 jours.
— *la durée de la période de préoviposition* (moyenne des données individuelles) : nombre de jours entre la mue imaginale et l'apparition de l'oothèque.
— *la durée du développement embryonnaire* (moyenne des données individuelles) : nombre de jours entre l'apparition de l'oothèque et l'éclosion des jeunes, pour les femelles ayant eu au moins 1 jeune.
— *le nombre de jeunes larves écloses par oothèque* (moyenne des données individuelles).
— *le nombre d'œufs pondus par oothèque.* Cette détermination qui se fait par comptage des cases de l'oothèque vide n'est pas toujours possible, les oothèques vides étant fréquemment mangées par les adultes. L'expérience a donc porté sur un nombre d'individus plus réduit que précédemment, et les données des 3 répétitions ont été groupées. Le nombre de jeunes obtenus à partir de ces oothèques a été également totalisé, afin d'avoir une estimation de la mortalité embryonnaire (pourcentage d'éclosion).

III. — RÉSULTATS ET DISCUSSION

Les résultats sont regroupés dans les tableaux 1 à 4 et l'analyse statistique de ces tableaux figure au tableau 5. On constate que les paramètres choisis pour représenter la croissance, à savoir la mortalité larvaire (tabl. 1) la durée de développement larvaire (tabl. 2) et le sex ratio (tabl. 1), ne montrent pas de variations significatives entre les différents traitements.

TABLEAU 1

Mortalité larvaire et sex-ratio (♂/♀)

	Nombre d'adultes obtenus pour 100 larves					Pourcentage global	Sex ratio
Témoin	100	96	95	92	93	95,2	101,7
Bénomyl	93	95	94	87	94	92,6	92,5
Captane	92	94	100	94	92	94,4	87,2
Mancozèbe	96	95	82	96	93	92,4	92,8
Thiabendazole	91	89	94	85	92	90,2	114,0
Thirame	87	91	97	91	97	92,6	80,9

Il en est de même pour 2 paramètres représentatifs de la reproduction : la durée de la période de préoviposition (tabl. 3) et le nombre d'œufs pondus par oothèque

TABLEAU 2

Durée du développement larvaire (moyennes en jours)

Témoin	♀	31,4	33,1	31,1	33,1	33,4
	♂	32,4	33,5	31,5	34,5	33,8
Bénomyl	♀	32,9	32,2	32,2	36,2	34,1
	♂	33,3	32,8	33,2	36,7	34,3
Captane	♀	33,6	33,1	30,3	33,7	33,6
	♂	33,5	32,3	31,8	34,1	33,8
Mancozèbe	♀	33,8	33,6	34,9	34,9	33,6
	♂	33,8	33,2	35,0	33,8	33,4
Thiabendazole	♀	33,9	32,6	32,3	33,6	33,0
	♂	33,3	33,7	32,9	34,8	33,6
Thirame	♀	33,8	35,0	31,2	34,6	34,9
	♂	34,3	34,7	31,8	35,2	34,5

TABLEAU 3

Action des fongicides sur la reproduction

	Nombre de ♀	♀ stériles	Durée de la période de préoviposition (jours)	Durée du développement embryonnaire (jours)	Nombre de jeunes/oothèque
Témoin	25	0	8,96	16,64	34,3
	24	2	8,86	16,81	35,0
	25	4	8,04	16,33	37,3
Bénomyl	25	0	9,12	16,76	35,8
	25	0	8,48	16,44	34,8
	25	3	8,63	17,04	34,9
Captane	22	2	9,75	16,40	33,6
	25	1	8,70	16,87	35,3
	25	0	8,16	16,68	35,3
Mancozèbe	25	0	8,84	16,64	34,5
	25	1	8,62	16,83	35,0
	25	3	8,50	16,72	35,5
Thiabendazole	24	1	9,17	16,65	37,0
	25	0	9,28	16,84	35,8
	25	2	9,13	16,86	35,0
Thirame	25	11	9,35	17,21	19,2
	25	6	8,57	17,68	23,1
	25	8	8,29	17,23	28,8

TABLEAU 4

Action des fongicides sur la reproduction

	Nombre d'oothèques	Nombre total d'œufs	Nombre d'œufs/ oothèque	Nombre de jeunes éclos	Pourcentage d'éclosion
Témoin	37	1 456	39,3	1 261	86,6
Bénomyl	34	1 388	40,8	1 238	89,2
Captane	33	1 305	40,0	1 124	86,1
Mancozèbe	31	1 270	41,0	1 083	85,3
Thiabendazole	39	1 642	42,1	1 408	85,7
Thirame	21	804	38,3	347	43,1

TABLEAU 5

Analyse statistique des résultats

Croissance	Mortalité larvaire	Analyse de variance (arc sin $\sqrt{\ }$) : données du tableau 1	F = 1,07	F 0,05 = 2,62 F 0,01 = 3,90
	Durée du développement	Analyse de variance : données du tableau 2	♀ : F = 1,35 O : F = 0,78	F 0,05 = 2,62 F 0,01 = 3,90
	Sex-ratio	χ^2	χ^2 = 8,2	χ^2 0,05 = 11,07
Reproduction	Durée de la période de préoviposition	Analyse de variance : données du tableau 3	F = 0,58	F 0,05 = 3,11 F 0,01 = 5,06
	Durée du développement embryonnaire	Analyse de variance : données du tableau 3	F = 4,84	F 0,05 = 3,11 F 0,01 = 5,06
	Nombre de jeunes par oothèque	Analyse de variance : données du tableau 3	F = 14,27	F 0,05 = 3,11 F 0,01 = 5,06
	Pourcentages de femelles stériles	χ^2 : données du tableau 3	χ^2 = 56,74	χ^2 0,05 = 11,07
		χ^2 : données du tableau 3 (sauf thirame)	χ^2 = 1,85	χ^2 0,05 = 9,49
	Nombre d'œufs par oothèque	Analyse de variance des données individuelles	F = 0,25	F 0.05 = 2,26 F 0,01 = 3,11

(tabl. 4). En revanche, l'analyse du nombre de femelles stériles (tabl. 3), de la durée du développement embryonnaire (tabl. 3), du nombre de jeunes par oothèque (tabl. 3) montre des différences significatives qui apparaissent dues au seul thirame.

Les quatre fongicides, bénomyl, captane, mancozèbe et thiabendazole, dans les conditions considérées, sont donc sans action sur *Blattella germanica*.

Il n'en est pas de même pour le thirame, dont les effets apparaissent assez complexes : il y a stérilisation d'une forte proportion des femelles, qui apparaissent incapables de pondre. Parmi celles qui pondent, le nombre d'œufs pondus est normal mais le développement de ces œufs est perturbé, ce qui se traduit par l'allongement de la durée du développement embryonnaire et par une mortalité embryonnaire.

Un tel résultat n'est pas absolument inattendu, puisque les dithiocarbamates, dont font partie les thiurames, ont une activité biologique connue : ils sont inhibiteurs *in vitro* de nombreuses enzymes (par exemple, des enzymes du cycle de Krebs, chez les Vertébrés) et CHEFURKA (1957, cité par LUDWIG et THORN, 1962) a démontré leur puissante action inhibitrice sur la voie des pentoses chez *Musca domestica*. Il est curieux que cette toxicité du thirame ne se manifeste pas au cours de la croissance, mais seulement sur la reproduction : insuffisance de dose, ou faut-il envisager une action plus spécifique ?

Reçu pour publication en avril 1976.

SUMMARY

AFTER EFFECTS OF PESTICIDES USED IN AGRICULTURE :
I. — ACTION OF SOME FUNGICIDES ON THE DEVELOPMENT AND THE FECUNDITY OF *BLATTELLA GERMANICA* (L.)

Blattella germanica is submitted to a chronic intoxication with a 1 000 p.p.m. concentration of fungicide in food. Five products are tested : benomyl, captan, mancozeb, thiabendazole and thiram. None of these products has an unfavourable effect on larva growth. Fecundity is unchanged except in the case of thiram which induces a certain degree of sterility.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BESSON J., JOLY E., TOUZEAU J., 1974. Les actions secondaires des pesticides agricoles. *Phytoma*, **256**, 15-22.

BROOKS M. A., 1965. The effects of repeated anesthesia on the biology of *Blattella germanica*. *Entomol. exp. appl.*, **8**, p. 39-48.

CHEFURKA W., 1957. Oxidative metabolism of carbohydrate in insects. II. Glucose-6-phosphate dehydrogenase and 6-phosphogluconate dehydrogenase in the house fly. *Enzymologia*, **18**, 209.

DELORME J., 1976. Évaluation en laboratoire de la toxicité pour *Diaeretiella rapae* (*Hymenoptera, Aphidiidae*) des pesticides utilisés en traitement des parties aériennes des plantes. *Entomophaga*, **21**, 19-29.

GORDON H. T., 1958. Minimal nutritional requirements of the german roach, *Blattella germanica* L. *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, **77**, 290-351.

VAN HERREWEGE Ch., 1968. *Prise de nourriture, rendements alimentaires et effets de quelques carences chez* Blattella germanica *L.* Thèse 3e cycle, Lyon.

MCMULLEN R. D., JONG G., 1971. Dithiocarbamate fungicides for control of pear psylla. *J. econ. entomol.*, **64** (5), 1266-70.

THORN G. D., LUDWIG R. A., 1962. The dithiocarbamates and related compounds, Elsevier, ed.

Ann. Zool.-Écol. anim., 1976, **8** (3), 339-346.

INFLUENCE DE LA TEMPÉRATURE PENDANT LA CULTURE DE LA VARIÉTÉ DE POMME DE TERRE KENNEBEC (*SOLANUM TUBEROSUM* L.) SUR LA BIOLOGIE DU DORYPHORE (*LEPTINOTARSA DECEMLINEATA* SAY — COLÉOPTÈRE — *CHRYSOMELIDAE*) AU LABORATOIRE

Sylvie DERRIDJ

Station de Zoologie,
Centre national de Recherches agronomiques, I. N. R. A.,
Route de Saint-Cyr, 78000 Versailles

RÉSUMÉ

La température de culture de la variété de Pomme de terre « Kennebec » (*Solanum tuberosum* L.) provoque au niveau de la plante des modifications qui agissent sur certains caractères biologiques du Doryphore (*Leptinotarsa decemlineata* SAY) tels que durée de développement, prise de nourriture, mortalité larvaires, taux de métamorphose, fécondité des adultes.

Les plantes cultivées à une température de 14°C en moyenne, sont plus favorables à l'insecte, pour les critères considérés, que celles qui l'ont été à 23°C.

La nature des modifications provoquées sur la plante par la température de culture n'a pas été abordée.

On observe en outre une influence de l'alimentation parentale sur la descendance.

INTRODUCTION

Au Canada il a été constaté au champ que la variété de pommes de terre « Kennebec » (*Solanum tuberosum* L.) est moins favorable au Doryphore *Leptinotarsa decemlineata* SAY que d'autres variétés (JOBIN, 1968). En effet Kennebec est moins attractive, le nombre d'œufs déposés sur les feuilles au printemps est nettement inférieur à celui noté sur les autres variétés et cet écart est encore plus important pour celui des adultes d'été ; d'autre part les larves qui s'alimentent sur Kennebec montrent une plus forte hétérogénéité dans la taille des capsules céphaliques.

En France, MOREAU (1970) a observé que la variété Kennebec présente des caractères de résistance qui induisent chez l'insecte un ralentissement du développement et une plus forte mortalité des larves, un taux de métamorphose réduit, une fécondité des adultes diminuée. De telles manifestations peuvent cependant disparaître lorsque l'insecte est nourri de fragments détachés de la plante. De plus, des cultures successives à Versailles ont montré une perte de ces propriétés. Quelques facteurs qui auraient pu intervenir dans ce changement ont été isolés et étudiés tels que l'origine de la semence, la température de conservation des tubercules, la nature du sol, la température de culture de la pomme de terre, etc.

C'est ce dernier facteur qui fait l'objet de la présente note. Deux températures de culture, 14°C et 23°C, ont été utilisées. Les deux lots de plantes ainsi formés constituent les hôtes de larves et d'adultes de Doryphore élevés dans des conditions déterminées, identiques pour les deux lots de plante. Différents critères biologiques ont été étudiés tels que la mortalité des larves, la durée du développement, le taux de métamorphose et la fécondité des adultes femelles.

Des études plus approfondies permettant de connaître la teneur du feuillage en certaines substances, ainsi que leur rôle et leur utilisation chez l'insecte sont la suite logique de ce travail préliminaire.

I. — MATÉRIEL ET MÉTHODES

A. — *L'insecte*

La souche de Doryphore (*Leptinotarsa decemlineata* SAY) utilisée est élevée au laboratoire dans les conditions décrites précédemment (DERRIDJ, 1975) sur la variété Ackersegen. La première génération de larves est issue de cet élevage, alors que la deuxième génération descend de parents élevés respectivement sur les deux lots de plantes de la variété Kennebec décrits dans le paragraphe suivant.

B. — *La plante-hôte*

L'hôte étudié est la variété Kennebec. Les tubercules utilisés ont été récoltés à Versailles (août 1970) conservés sur clayettes dans un local peu chauffé, et n'ont subi aucun traitement avant la plantation au laboratoire. Ils représentent la deuxième génération d'une semence provenant du Canada.

Deux lots de plantes sont constitués : l'un cultivé à une température de 25°C ± 1 pendant le temps éclairé et 23°C ± 1 en temps d'obscurité, l'autre à 17°C ± 1 en temps éclairé et à 14°C ± 1 en temps d'obscurité. Pour plus de clarté dans l'énoncé, nous nommons « Kennebec 23 » le premier lot de plante et « Kennebec 14 » le second.

Les autres conditions de culture sont strictement les mêmes : un cycle d'éclairement LD 16 : 8, une hygrométrie relative de 65 p. 100 ± 5. Les tubercules ont été plantés dans des pots contenant de la vermiculite arrosée d'une solution nutritive de Hoagland (les ions Magnésium que contient la vermiculite sont éliminés par trempage et rinçage dans cette solution deux ou trois fois en 48 heures avant la plantation).

Les « Kennebec 14 » ont un aspect plus ramassé et une couleur plus verte que les « Kennebec 23 ».

II. — TECHNIQUE

Les expériences proprement dites, utilisant les insectes se sont déroulées à une température de 25°C ± 1 pendant le temps de lumière et 23°C ± 1 pendant le temps d'obscurité, à un cycle d'éclairement LD 16 : 8, à une hygrométrie relative de 65 p. 100 ± 5.

Un roulement a été pratiqué pour utiliser à 23°C les plantes poussées à 14°. Ces dernières

restent deux jours à 23°C puis sont replacées à 14°C pour une dizaine de jours avant d'être réutilisées à 23°C. Étant entendu qu'à 14°C le « stade 40 cm » est atteint en moyenne avec quelques jours de retard par rapport à 23°C. Quatre dates de mise en culture ont été retenues, les 9 et 17 février, 4 mars et 8 avril, afin de disposer tout au long de l'expérience de plantes de 40 cm de haut, dans chaque série.

Pour l'étude du développement et de la mortalité larvaires et du taux de métamorphose, quatorze groupes de vingt larves de premier stade (soit 280 larves) provenant de trois jours de ponte (10, 11 et 12 mars) et de deux jours d'éclosion (15 et 16 mars 1971) ont été disposés respectivement sur sept pieds entiers de « Kennebec 23 » et sept de « Kennebec 14 ». Chaque groupe est enfermé dans une boîte entièrement grillagée décrite précédemment (DERRIDJ, 1975).

Cette expérience a été poursuivie avec les larves de la génération suivante, élevées sur « Kennebec 14 » et « Kennebec 23 » comme leurs parents respectifs. Deux cent quatre-vingt larves provenant de pontes des 28 mai et 1er juin sont réparties de la même façon que précédemment.

Pour l'étude de la fécondité, les adultes sont isolés par couples. Pour chaque lot sept couples d'adultes de première génération sont élevés respectivement sur les mêmes hôtes qu'à l'état de larves et dans des boîtes de même type. Les œufs sont dénombrés journellement pendant 53 jours.

Les résultats sont soumis à l'analyse de variance.

III. — RÉSULTATS

L'analyse de variance montre que le fait de prendre des l_1 provenant d'œufs pondus à 48 heures d'intervalle ne constitue pas un facteur d'hétérogénéité.

A. — *Durée de développement larvaire*

Quand on considère les stades séparément, il n'y a aucune différence significative entre les deux lots. Cependant sur « Kennebec 23 » pour les trois premiers stades il y a une tendance vers un allongement de leurs durées et pour le quatrième vers un raccourcissement.

De plus on observe un coefficient de variation plus important au stade l_2 (25, 15) qu'aux autres stades (10, 60 pour l_1, 11, 51 pour l_3 et 6,87 pour 14). Ce coefficient de variation pouvant être dû à la mortalité élevée qui est observée à ce stade.

TABLEAU I

Durée des stades larvaires cumulés en jours de L. decemlineata SAY *élevé sur la variété Kennebec cultivée à 14°C « Kennebec 14 » et à 23°C «Kennebec 23 »*

Stades larvaires cumulés	1re génération		2e génération	
	« Kennebec 14 »	« Kennebec 23 »	« Kennebec 14 »	« Kennebec 23 »
L 1	2,4	2,7	3,6	3,7
L 1 + L 2	4,6*	5,5*	6,5*	7,7*
L 1 + L 2 + L 3	8,2**	9,3**	9,5**	11,1**
L 1 + L 2 + L 3 + L 4	16,3*	17,1*	17,8*	19,6*

* Indiquent une signification avec un seuil de probabilité compris entre 5 et 1 p. 100.
** Indiquent une signification avec un seuil de probabilité compris entre 1 p. 100 et 1 p. 1 000.

Par contre, les durées cumulées des stades (tabl. 1) montrent une différence significative entre les deux lots. Sur « Kennebec 14 », les durées des trois premiers stades sont significativement plus courtes que sur « Kennebec 23 ». Le cumul du quatrième stade compense partiellement cette tendance, d'autant plus que la durée de ce stade est du même ordre de grandeur que celle des trois autres réunis.

De même en seconde génération c'est sur « Kennebec 14 » que les durées cumulées des stades sont significativement plus courtes. Toutefois elles sont plus longues qu'en première génération sur les deux lots.

Simultanément une mesure de la prise de nourriture a été faite en surface et reportée en poids frais et sec. La prise de nourriture en poids sec par larve jusqu'à l'enfouissement est supérieure sur « Kennebec 23 » (93,71 mg), au lieu de 70,85 mg sur « Kennebec 14 ». Cette différence est significative au seuil de 1 p. 100. Elle l'est moins en ce qui concerne la surface, et ne l'est plus pour le poids frais.

A la première génération, à une durée plus longue de la vie larvaire correspond une prise de nourriture en poids sec plus importante. En seconde génération, par contre, sur « Kennebec 23 » la prise de nourriture en poids sec est de 65 mg pour une vie larvaire de 19,6 jours et sur « Kennebec 14 » de 93 mg pour une durée de 17,8 jours.

B. — *Taux de mortalité larvaire*

Les relevés sont faits journellement ; le cannibalisme est exceptionnel.

C'est au cours des deuxième et troisième stades que la mortalité est la plus forte. Entre les deux séries l'écart le plus prononcé dans les mortalités se trouve au stade l_2.

Le taux de mortalité larvaire est plus élevé sur « Kennebec 23 » que sur « Kennebec 14 ». Il est du même ordre pour les deux générations sur « Kennebec 14 » et nettement supérieur en deuxième génération sur « Kennebec 23 » (tabl. 2).

C. — *Taux de métamorphose*

Le taux de métamorphose calculé par rapport au nombre de larves enfouies (tabl. 2), est plus élevé sur « Kennebec 23 » que sur « Kennebec 14 » en première généra-

TABLEAU 2

Taux de mortalité larvaire et taux de métamorphose (calculé par rapport au nombre de larves enfouies) chez L. decemlineata SAY *élevé sur « Kenebec 14 » et « Kennebec 23 » pendant deux générations*

	« Kennebec 14 »		« Kennebec 23 »	
	Taux de mortalité	Taux de métamorphose	Taux de mortalité	Taux de métamorphose
1re génération ...	14	57	28	70
2e génération ...	16,5	90	40	30

tion et plus faible en seconde ; alors que d'une génération à l'autre il augmente sur « Kennebec 14 » et diminue sur « Kennebec 23 ».

D. — *Fécondité des adultes*

Les femelles commencent à pondre sept jours après leur émergence quelle que soit leur origine alimentaire. Le nombre d'œufs pondus est plus faible sur « Kennebec 23 » que sur « Kennebec 14 ». Les moyennes journalières par femelle sont respectivement de 12 et 18 œufs (fig. 1).

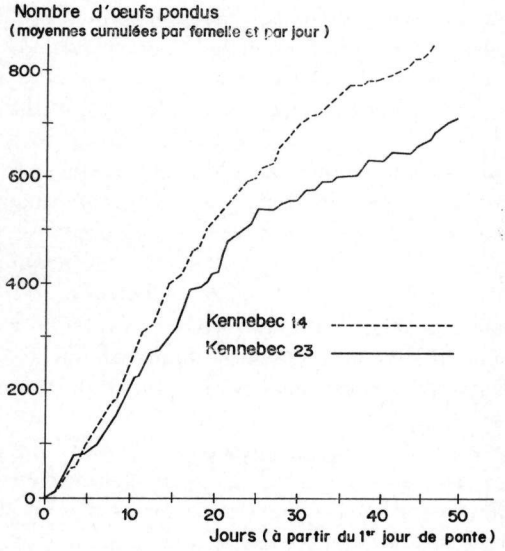

FIG. 1. — *Nombre d'œufs pondus par adulte de* L. decemlineata SAY *alimenté sur « Kennebec 14 » et « Kennebec 23 »* (S. tuberosum *L.*) *en moyennes cumulées par jour*

On enregistre une ponte plus importante sur « Kennebec 14 » à partir du troisième jour, l'écart entre les deux lots s'accentuant à partir du onzième.

Les moyennes ont été calculées sur 53 jours, période pendant laquelle la ponte est régulière, c'est-à-dire lorsque les femelles ne restent pas plus de 24 heures sans pondre. Les fréquences de pontes ne sont pas significativement différentes entre les deux lots.

DISCUSSION ET CONCLUSION

La température de culture d'une plante a une grande influence sur sa physiologie. Cette influence se situe à différents niveaux et intervient sur de nombreux phénomènes tels que la croissance, le développement, la photosynthèse et en particulier chez la pomme de terre sur la tubérisation. De plus elle varie selon l'espèce et même selon la variété (dans le cas de la pomme de terre).

Les conditions de culture considérées dans cette étude n'induisent pas la tubé-

risation de la variété Kennebec qui tubérise en jours courts : 8 heures de lumière et 16 heures de phase obscure à température basse (GRÉGORY, 1956). Le feuillage utilisé est donc dans un état de « non induction » (LANG, 1952).

Ce sont les effets indirects de la température de culture de la plante sur la biologie du Doryphore qui sont analysés ici.

Les critères considérés : durée de développement, mortalité des larves, taux de métamorphose, fécondité des adultes montrent que les deux lots de plantes cultivées à 14°C ou 23°C manifestent entre eux des différences qui se répercutent sur le Doryphore. Cet effet est également différent suivant la génération.

D'une manière générale les plantes « Kennebec 14 » sont plus favorables à l'insecte. Pour une prise de nourriture moindre le développement larvaire est plus rapide. La mortalité larvaire est faible et quasiment la même suivant les générations considérées. Le taux de métamorphose d'abord moyen en première génération devient élevé à la seconde. La fécondité des femelles est plus importante que sur « Kennebec 23 ».

Ces données et l'absence de connaissance du taux d'efficacité de transformation de la nourriture ingérée ne nous permettent pas de conclure quant à la valeur nutritionnelle de celle-ci. Toutefois d'après ces critères nous pouvons émettre l'hypothèse que la variété Kennebec cultivée à 14°C plutôt qu'à 23°C acquiert des qualités qui sont favorables à l'insecte. La température de culture de cette variété peut agir sur un ou plusieurs métabolites, sur des substances ayant une valeur « secondaire » (FRAENKEL, 1953) uniquement, ou secondaire et nutritionnelle à la fois.

La proportion relative des substances paraît plus importante que leur quantité absolue (BECK, 1972).

La qualité énergétique du feuillage détermine le taux de survie de l'insecte. LATHEEF et HARCOURT, 1972 en comparant les effets de la variété de pomme de terre Kennebec et de la variété de tomate Fireball sur le Doryphore, ont observé que l'insecte qui s'alimente sur les feuilles de tomates mange plus pour une croissance et un développement plus lent que sur pomme de terre et ont un taux de survie plus faible.

Nous observons un lien entre l'amélioration d'un caractère par rapport à un autre. A un développement larvaire rapide correspond une mortalité larvaire faible. Ces critère déjà étudiés en fonction d'un milieu naturel sur d'autres insectes (KUGEBERG, 1973) sont importants et semblent refléter assez bien une valeur de la plante.

L'étude sur milieu naturel demande en complément une connaissance simultanée de la composition biochimique du feuillage. Certains auteurs ont déjà observé sur milieu naturel (CIBULA *et al.*, 1967 ; GRISON, 1958) une corrélation entre l'âge du feuillage, sa composition en acides aminés, en phospholipides et la durée du développement larvaire et la fécondité de *Leptinotarsa decemlineata* SAY.

Ne pourrait-on pas rapprocher l'effet de la température de culture de la plante à celui de son âge ? « Kennebec 23 » ne ressemble-t-elle pas par les critères étudiés à une plante âgée ?

D'autre part nous remarquons qu'il existe un « effet de transition » (GORDON, 1972) ou d'adaptation de l'insecte sur son hôte au cours de ces deux générations. Sur « Kennebec 14 » cet effet est neutre (mortalité identique au cours des deux générations) ou bénéfique (taux de métamorphose plus élevé à la seconde génération), alors que sur « Kennebec 23 » il y a accumulation des effets défavorables à l'insecte, la mortalité augmente d'une génération à l'autre, et le taux de métamorphose dimi-

nue. Au cours des générations il y a transmission de certains caractères somatiques : observations qui ont été déjà faites sur le même insecte au champ (DERRIDJ, 1975) et au laboratoire (LATHEEF et HARCOURT, 1972) et chez *Tribolium destructor* (REYNOLDS, 1945), *Bombyx mori* (LEGAY, 1959) ; LABEYRIE en 1967 en a cité plusieurs autres exemples.

Le seul facteur température de culture peut par l'intermédiaire de la plante (ici Kennebec) entraîner des variations dans la biologie du Doryphore et agir sur des caractères importants responsables de l'expansion de l'insecte sur son hôte.

Reçu pour publication en avril 1976.

REMERCIEMENTS

A M. MOREAU, Maître de Recherches, Station de Zoologie, I.N.R.A. Versailles, sous la direction de qui ce travail a été fait constituant une partie de thèse de 3e cycle soutenue à l'Université de Paris (VIe) en 1973.

A M. ARNOUX, Service de Biométrie, I.N.R.A. Versailles grâce à qui des analyses statistiques ont été faites.

SUMMARY

INFLUENCE OF TEMPERATURE DURING GROWING PERIOD OF THE POTATO KENNEBEC (*SOLANUM TUBEROSUM* L.) ON THE BIOLOGY OF THE COLORADO POTAO BEETLE (*LEPTINOTARSA DECEMLINEATA* SAY, COLEOPTERE *CHRYSOMELIDAE*) STUDIED IN LABORATORY

The Culture temperature of the potato « Kennebec » (*Solanum tuberosum* L.) induces modifications in the plant which have an influence on some biological characters of the Colorado potato beetle (*Leptinotarsa decemlineata* SAY). Such as larval development, consumption and mortality, metamorphosis rate and beetle fecundity.

The plants cultivated at a mean temperature of 14°C are most favourable for the insect considering the criteria studied than those which have been cultived at 23°C.

The kind of modifications induced on the plant by the culture temperature have not been considered.

Moreover an influence of the parent feeding on the descendance has been observed.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BECK S. D., 1972. Nutrition, adaptation and environment. *Insect and mite nutrition*, North-Holland Amsterdam.

CIBULA A. B., DAVIDSON R. H., FISK E. W., LAPIDUS J. B., 1967. Relationship of free amino acids of some solanaceous plants to growth and development of *Leptinotarsa decemlineata* (*Coleoptera* = *Chrysomelidae*). *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, **60**, 626-631.

DERRIDJ S., 1975. Étude au champ de l'effet de la succession des variétés de Pomme de terre : Ackersegen, Bintje et Kennebec (*Solanum tuberosum* L.) sur la biologie du Doryphore (*Leptinotarsa decemlineata* SAY) *Coléoptère : Chrysomelidae*. *Ann. Zool. Écol. anim.*, **7** (2), 227-246.

FRAENKEL G. S., 1953. The nutritional value of green plants for insects. *Trans. 9th int. Congr. Ent. Amsterdam*, **2**, 90-100.

GORDON H. T., 1972. Interpretations of insect quantitative nutrition. *Insect and mite nutrition*. North, Holland, Amsterdam.

GREGORY L. E., 1956. Some factors for tuberisation in the potato plant. *Amer. Pot. J.*, **43**, 281-283.

GRISON P., 1958. L'influence de la plante-hôte sur la fécondité des insectes phytophages. *Entomol. Exper. appl.*, **1**, 73-93.

JOBIN L., 1968. Mise en évidence de l'influence de la variété de pomme de terre sur le développement du Doryphore. *Rech. Agron. Québec*, nº **13**, p. 19.

KUGELBERG O., 1973. Larval development of *Lygaeus equestris* (*Heteroptera, Lygaeidae*) on different natural foods. *Entomol. exper. appl.*, **16**, 165-177.

LABEYRIE V., 1967. Physiologie de la mère et progéniture des insectes. *Bull. biol. Fr. Belg.*, **101**, 1, 13-71.

LANG A., 1952. Physiology of flowering. *Ann. Rev. plant Physiol.*, **3**, 265-306.

LATHEEF M. A., HARCOURT D. G., 1972. A quantitative study of food consumption, assimilation, and growth in *Leptinotarsa decemlineata* (*Coleoptera : Chrysomelidae*) on two host plants. *Can. Entomol.*, **104**, 1271-1276.

LEGAY J. M., 1959. Physiologie du Ver à soie. *Ann. I.N.R.A., sér. C* (*Épiphyties*), **10** (4), 501-536.

MOREAU J. P., 1970. Comportement de *Leptinotarsa decemlineata* SAY vis-à-vis de trois variétés de Pomme de terre. *Acta phytopath. Acad. Sci. Hung.*, **6**, 165-168.

REYNOLDS J. N., 1945. On the inheritance of food effects in a flow beetle, *Tribolium destructor*. *Proc. R. Soc. Lond., B*, **132**, 438-451.

Ann. Zool. - Écol. anim., 1976, **8** (3).

COLLOQUE FRANCO-TCHÉCOSLOVAQUE

L'INFLUENCE DES FACTEURS DE L'ENVIRONNEMENT SUR LE DÉCLENCHEMENT ET LA LEVÉE DE LA DIAPAUSE CHEZ LES INSECTES ET PARTICULIÈREMENT CHEZ LES APHIDIPHAGES

PRAGUE, 3-9 JUIN 1974

LISTE DES COMMUNICATIONS

S. FUZEAU-BRAESCH, S. ISMAIL. — La diapause d'une espèce univoltine *Gryllus campestris* L. (Orthop.) : facteurs externes et programmation.

J. VOEGELE. — La diapause et l'hétérogénéité du développement chez les *Aelia* (*Heteroptera, Pentatomidae*) et les Trichogrammes (*Hymenoptera, Trichogrammatidae*).

M. PORAS. — Influence de la photopériode et de la température sur quelques aspects de la diapause imaginale chez les femelles de *Tetrix undulata* SOW. (Orthoptère, Tetrigidae).

G. IPERTI. — La diapause imaginale chez les *Coccinellidae*.

I. NOVAK. — Quelques relations existant entre diapause et migration chez *Autographa gamma* L. et quelques autres espèces de noctuelles.

M. CANARD. — La diapause chez *Chrysopa perla* L. (*Neuroptera, Chrysopidae*). Induction et élimination dans des conditions naturelles et expérimentales.

I. HODEK. — Modifications de la sensibilité à la photopériode au cours de la diapause et après pour trois espèces d'insectes.

A. HONEK. — Maintien et disparition de la coloration hivernale chez *Chrysopa carnea*, rapports avec le déroulement de la diapause.

R. G. ABOU-ELELA, M. VERDIER. — Préparation et poursuite de l'hibernation larvaire du Pyrgomorphe en Provence.

M. VERDIER. — Notes sur la double hibernation de *Pezotettix giornai* ROSSI (Acrid. Catantop.).

Les textes des communications de M^me^ HODKOVA (Endocrinologie et Fécondité chez *Pyrrhocoris*) et J. MISSONNIER (Diapause de deux Muscides phytophages) ne nous ont pas été transmis. Celle de R. CAYROL. (Influence de diverses combinaisons des photophases de 8 heures et de 16 heures sur les processus de développement et de croissance chez les larves d'*Amathes c-nigrum* (Lep. *Noctuidae*). Esquisse d'une théorie concernant un type de dormance) a déjà été publiée dans les *Ann. Zool.-Écol. anim.*, **7**, 321-330, 1975.

Ann. Zool.-Écol. anim., 1976, **8** (3), 349-365.

LA DIAPAUSE D'UNE ESPÈCE UNIVOLTINE : *GRYLLUS CAMPESTRIS* L. (ORTHOP.) : FACTEURS EXTERNES ET PROGRAMMATION

Suzel FUZEAU-BRAESCH et S. ISMAIL [1]

Université de Paris-Sud,
Centre d'Orsay,
C. N. R. S., Bâtiment 440-443,
91405 Orsay, France

RÉSUMÉ

L'analyse de l'influence de la température, du photopériodisme et de certains aspects de la génétique de l'espèce univoltine montre que la diapause n'est pas « obligatoire » mais résulte d'une programmation par la température dans des conditions écologiques naturelles et que cette programmation comporte une seule alternative normale génétiquement codée de façon unitaire.

INTRODUCTION

Le grillon champêtre étudié ici est un insecte univoltin, commun en France, où il devient adulte au mois de mai après avoir hiberné.

Le cycle naturel se résume de la manière suivante : un grillon éclôt au mois de juin, puis il effectue un certain nombre de mues durant l'été, la mue d'entrée en diapause est atteinte en octobre. La diapause est toujours située à l'avant-dernier stade larvaire ou « protostade », lequel demeure en terre jusqu'au mois de mars, suivi par le « deutostade » en avril, enfin le stade imaginal un mois plus tard.

Les données de base sur lesquelles repose l'expérimentation sont celles qui furent décrites par FUZEAU-BRAESCH (1965 et 1966). Élevé à la température de 30°, le Grillon *Gryllus campestris* suit une évolution larvaire rapide et atteint une véritable diapause au protostade, tandis qu'en soumettant à 20° les larves du 4e stade jusqu'au stade qui précède le protostade, on assiste à une évolution larvaire très lente, mais qui n'est pas suivie de diapause puisque le protostade mue rapidement à 30° sans traitement particulier.

Une analyse de l'ensemble de la dynamique du développement larvaire de

[1] Ce travail constitue l'objet de la thèse de Doctorat d'État de S. ISMAIL. Adresse actuelle : Laboratoire de Zoologie, Université d'Assiout, Égypte.

l'insecte est tentée grâce à l'étude de situations intermédiaires entre les deux cas précédemment décrits. Le séjour de la larve à 30° ou à 20° à différents âges permettra de définir la zone sensible à la température induisant la diapause.

Un problème important pour la compréhension du mécanisme du phénomène est de savoir si l'absence de diapause dans le cas du séjour de la larve à 20° est un effet *direct* du simple ralentissement de croissance et inversement si la diapause est directement liée au fait d'une croissance rapide, ou bien si la température agit sur un système inconnu contrôlant la diapause, les croissances différentes n'étant alors que conséquences simultanées de l'action de la température.

Pour tenter de répondre à cette question, plusieurs moyens ont été utilisés, tous visant à ralentir la croissance, soit par une température inférieure à 20°, soit en sous-alimentant les animaux à la température de 30°. Toutes ces opérations sont réalisées en lumière continue.

Dans une seconde partie, l'action du photopériodisme est étudiée. Enfin, des aspects génétiques du problème sont examinés.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les souches utilisées proviennent de trois régions : Région parisienne (Orsay), Bassin aquitain (Toulouse), Savoie (Aussois, 1 200 m d'altitude).

Nous utilisons ici les noms de *protostade* (stade de diapause) et deutostade pour les deux derniers stades larvaires quel que soit le nombre de stades qui les ont précédés depuis la naissance. Protostade et deutostade se reconnaissent facilement du point de vue morphologique par les ébauches alaires ou ptérothèques qui, latérales chez les jeunes, deviennent dorsales .Les ptérothèques du protostade sont évidemment plus petites que celles du deutostade.

Dans les deux sexes, les adultes sont normalement brachyptères.

Les critères utilisés sont les suivants :

— Durée moyenne de vie larvaire : durée de la période précédant le protostade (stade de diapause).

— Nombre de stades larvaires : le nombre de stades précédant le protostade de chaque animal est compté avec précision, par observation durant les quatre premiers jours (premier stade), puis par marquage coloré pour les stades suivants.

— Poids du protostade : chaque larve protostade est pesée après la mue.

— Étalement de la mue d'entrée au protostade : durée qui s'écoule entre la première et la dernière mue d'une population.

— Diapause : le terme « intensité de diapause » est employé dans le sens de « durée de diapause » et non pas dans le sens métabolique (Lees, 1955 ; Beck, 1968).

— Animal *sans diapause* = le protostade dure 8 à 23 jours à 30° ;
avec diapause = faible : le stade dure 24 à 39 jours ;
forte : le stade dure 40 à 88 jours ;

ce qui correspond à une division arbitraire de l'état de diapause, convenant à l'analyse qui en est faite ici.

RÉSULTATS

1. — Action de la température

a) *Action de la température de 20° sur l'intensité de la diapause*

Dans cette série d'expériences, le passage de 20° à 30° est effectué pour chaque lot à un stade différent, du 4e au protostade soit : après 12 jours (4e stade), 25 jours (5e stade), 40 jours (6e stade), 61 jours (7e stade), 75 jours (8e stade) et 115 jours

(protostade). Après traitement à 20°, les animaux sont replacés à 30° pour la suite du développement (ISMAIL et FUZEAU-BRAESCH, 1973).

Les résultats sont consignés dans le tableau I. Lorsque les animaux ont vécu pendant 12, 25 ou 40 jours à 20°, la diapause s'instaure toujours comme pour le lot témoin subissant la température de 30° durant toute la vie (lot 1) ; la diapause est forte (92 à 96 p. 100). Lorsque les animaux ont subi au moins 61 jours (entre le 4e et le 7e stade), malgré la petite proportion des insectes sans diapause (6 p. 100), on trouve une fraction des animaux avec diapause faible (23 p. 100), ce qui indique qu'une durée minimum de 61 jours est nécessaire pour que l'intensité de la diapause soit sensiblement altérée.

TABLEAU I

Action de la température de 20° pendant différentes durées de la vie larvaire à partir du 13e jour après la naissance

Lots	Nombre d'animaux	Durée de séjour à 20° (jours)	Poids moyen du protostade (mg)	Durée moyenne du protostade (jours)	Intensité de la diapause (%)		
					sans diapause (8-23 j)	avec diapause	
						« Faible » (24-39 j)	« Forte » (40-88 j)
1	73	0 (30° toute la vie)	619	55	7	1	92
2	64	12 (4e stade)	610	56	3	5	92
3	70	25 (5e stade)	595	55	3	1	96
4	50	40 (6e stade)	502	57	2	2	96
5	52	61 (7e stade)	465	51	6	23	71
6	51	75 (8e stade)	450	33	36	36	28
7	52	115 (protostade)	310	16	84	8	8

Après 75 jours à 20° (entre le 4e et le début du 8e stade), une importante fraction n'a pas de diapause (36 p. 100) et les diapauses fortes diminuent. Un séjour de 75 jours peut être considéré comme un point de virage dans le déterminisme du phénomène. Au-delà et pour un séjour maximum de 115 jours à 20°, la majorité des individus n'a pas de diapause.

Quant au poids moyen des protostades obtenus, il est intéressant de noter une diminution progressive pour tous les lots lorsque la durée du refroidissement augmente, même lorsque la diapause n'est pas encore modifiée (lots 1 à 4).

b) *Action de la température de 30° sur l'intensité de la diapause*

Dans cette série d'expériences, le passage de 30° à 20° est effectué pour chaque lot entre le 5e et le 9e stade. Les insectes sont élevés à 30° pendant différentes périodes dès la naissance jusqu'à : 18 jours (5e stade), 23 jours (6e stade), 28 jours (7e stade), 38 jours (8e stade) et 47 jours (9e stade). Les insectes sont ensuite placés à 20° jusqu'au protostade (ISMAIL et FUZEAU-BRAESCH, 1973).

Les résultats sont consignés dans le tableau 2 et on constate que l'intensité de diapause est faible dans les trois premiers lots (séjour à 30° jusqu'au début du 5e, 6e et 7e stade). L'absence de diapause est au maximum dans ces conditions (74 et 83 p. 100 sans diapause). Lorsque les insectes sont maintenus à haute température jusqu'au début du 8e et 9e stade (jusqu'aux 38e et 47e jours), une diapause très appréciable s'instaure (62 et 64 p. 100), se répartissant entre diapauses « faible » et « forte » ; néanmoins, la diapause instaurée dans les lots 4 et 5 est plus faible que celle que l'on obtient en élevant les insectes toute leur vie à 30°. Une modification des poids des protostades est à noter, en parallèle avec la durée du séjour à 30°.

TABLEAU 2

Action de la température de 30° pendant différentes durées de la vie larvaire

Lots	Nombre d'animaux	Durée de séjour à 30° (dès la naissance avant le passage à 20° (jours)	Durée moyenne de séjour à 20° jusqu'au potostade (jours)	Poids moyen du protostade (mg)	Durée moyenne du protostade (jours)	Intensité de la diapause (%)		
						sans diapause (8-23 j)	avec diapause	
							« Faible » (24-39 j)	« Forte » (40-88 j)
1	69	18 (5e stade)	108	320	19	76	13	11
2	52	23 (6e stade)	103	323	16	83	12	5
3	50	28 (7e stade)	87	406	21	74	14	12
4	49	38 (8e stade)	66	446	35	38	32	30
5	31	47 (9e stade)	63	452	35	36	36	28

En ce qui concerne la recherche de relations entre durée de séjour à 20° et durée moyenne du protostade, en regroupant toutes les données expérimentales ci-dessus quel que soit le moment du refroidissement à 20°, le tableau 3 met en évidence deux zones (A et B) qui sont traitées séparément dans l'analyse suivante : jusqu'à 61 jours de séjour à 20°, les durées du protostade sont pratiquement constantes (51 à 57 jours)

(indice de corrélation = 0,6562, pas de régression). Au-delà de 61 jours (B), soit 66 à 115 jours, la durée moyenne du protostade est nettement en relation avec la durée de séjour à 20° (indice de corrélation = 0,9396 — droite de régression).

TABLEAU 3

Action de la température de 20° pendant la vie larvaire sur la durée moyenne du protostade

(La durée à 20° est présentée quel que soit le moment de passage à 20°)

A. — *Relation entre durée du protostade et durée à 20° longue ; celle-ci ne dépasse pas 61 jours.*

Durée de séjour à 20° (jours)		0 (30° toute la vie)	12	25	40	61
Durée du protostade	moyenne (jours)	55	56	55	57	51
	i c	51-58	53-58	51-58	53-60	47-55
	s	14,5	10,4	13,2	10,4	14,9

Analyse de corrélation : $r = 0{,}6562$

$y = 0{,}0327\ x + 7\ 205$

B. — *Relation entre durée du protostade et durée à 20° longue ; celle-ci dépasse 61 jours.*

Durée de séjour à 20° (jours)		66	75	87	103	108	115
Durée du protostade	moyenne (jours) .	35	33	20	16	19	16
	i c	29-41	31-38	16-24	14-18	14-24	14-18
	s	18,4	14,2	13,9	12,0	13,0	11,10

Analyse de corrélation : $r = 0{,}9396$

$y = 0{,}4716\ x + 72{,}3701$

(*i c* = intervalle de confiance ; *s* = écart-type).

c) *Action de la température de 12°*

Pour la suite de cette analyse, il était nécessaire d'expérimenter l'action d'au moins une température inférieure autre que celle de 20°. Il fut tentant de choisir celle de 12° utilisée pratiquement au Laboratoire pour éliminer la diapause du protostade lorsque celle-ci est installée.

Allongement de la durée d'un seul stade à 12°, à différents âges de la vie larvaire.

Dans cette série d'expériences, le passage de 30° à 12° est effectué pour chaque lot entre le 4e et le 9e stade. Les insectes sont élevés à 30° pendant différentes périodes dès la naissance, soit 12 jours (4e stade), 16 jours (5e stade), 20 jours (6e stade), 25 jours (7e stade), 32 jours (8e stade) et 42 jours (9e stade). Dans chaque cas, les insectes sont restés à 12° pendant *73 jours ;* c'est l'allongement maximum possible à cette température. Puis les animaux sont remis à 30° pour la suite de leur développement.

Le tableau 4 montre que la mortalité est très élevée pendant la vie larvaire. Elle atteint 81 à 83 p. 100 pour le passage à 12° aux 4e, 5e ou 6e stades (lots 2 à 4) — stades qui correspondent, on le sait, à la croissance la plus rapide de l'animal.

TABLEAU 4

Action d'allongement d'un seul stade à 12°; pendant 73 jours, à différents moments de la vie larvaire

Lot	Nombre d'individus au début d'expérience (jours)	Moment de refroidissement à 12° (jours)	Stade	Mortalité à 12° (%)	Poids du protostade (mg)	Durée du protostade (jours)	Intensité de la diapause (%)		
							sans diapause (8-23 j)	avec diapause « Faible » (24-39 j)	avec diapause « Forte » (40-88 j)
1	56	30° toute la vie	—	—	M 571 *i c* 544-598 *s* 102	49 45-53 11	0	13	87
2	120	12e	4e	83	M 570 *i c* 529-611 *s* 94	49 43-56 13	0	15	85
3	120	16e	5e	81	M 598 *i c* 552-614 *s* 110	38 33-43 11	10	45	45
4	142	20e	6e	82	M 595 *i c* 563-627 *s* 90	38 35-43 9	8	48	44
5	123	25e	7e	44	M 538 *i c* 519-557 *s* 85	35 32-38 11	15	52	33
6	121	32e	8e	45	M 530 *i c* 512-548 *s* 75	34 31-38 13	26	38	36
7	121	42e	9e	73	M 550 *i c* 520-585 *s* 101	26 20-32 16	48	24	18

(M = moyenne ; *i c* = intervalle de confiance ; *s* = écart-type).

Cette mortalité diminue jusqu'à 44-45 p. 100 pour le passage au 7e ou au 8e stade (lots 5 et 6) et augmente de nouveau pour le passage au 9e stade (lot 7).

Le poids des animaux qui atteignent le protostade est toujours à peu près le même (pas de différences significatives).

Quant à la diapause, on observe trois types de réponse :

— Refroidissement au 4e stade (lot 2) : la diapause est identique au témoin chauffé toute la vie.

— Refroidissement aux 5e, 6e, 7e ou 8e stades (lots 3 à 6) : un petit pourcentage d'animaux sans diapause apparaît (10 à 26 p. 100) et, parmi ceux qui montrent une diapause, celle-ci tend à « s'affaiblir ».

— Refroidissement au 9e stade (lot 7) (stade précédent le protostade) : près de la moitié des individus n'ont pas de diapause bien que les stades 1 à 8 aient été chauffés à 30° ; seuls 18 p. 100 d'animaux ont une diapause « forte ».

Allongement de la durée de la vie larvaire par alternance de refroidissement et réchauffement entre le 4e et le 8e stade.

Dans cette expérience, l'animal est traité de la manière suivante : le 4e stade est refroidi pendant 30 jours à 12°. On le met à 30° afin qu'il effectue sa mue 4e-5e stade. On laisse l'animal toute la durée du 5e stade jusqu'à la mue, 6e stade. Au 6e stade, on met l'animal de nouveau à 12° pendant 30 jours, et ainsi de suite pour le 7e stade qui subit un traitement à 30° et le 8e stade qui subit un traitement à 12° pendant 30 jours. Après avoir refroidi les 4e, 6e et 8e stades pendant une durée totale de 90 jours, l'animal est soumis à 30° pour la suite du développement.

L'expérience est effectuée sur 280 individus. On observe une mortalité chaque fois que les populations sont refroidies à 12°. Cette mortalité est de 32 p. 100 pour le 4e stade, 36 p. 100 pour le 6e stade et 21 p. 100 pour le 8e stade. On remarque que la mortalité, bien qu'elle soit élevée, est néanmoins plus basse que dans le cas précédent (mortalité au 6e stade : 53 p. 100 contre 36 p. 100 pour le même stade).

Les animaux survivants ayant subi 90 jours à 12° sont mis à 30° pour la suite du développement. 39 seulement effectuent la mue d'entrée au protostade.

Quant à la diapause, elle n'est pas touchée : aucun signe d'absence de diapause ne se manifeste.

d) *Sous-alimentation*

Les insectes sont nourris normalement pendant 13 jours, ceci par souci de similitude avec les expériences concernant les régimes thermiques. Le 14e jour, on commence la sous-alimentation : les animaux sont nourris deux fois par semaine au lieu de trois et avec une quantité de nourriture divisée par deux. Le traitement s'arrête au protostade où l'alimentation redevient normale.

On voit que la sous-alimentation entraîne une mortalité importante pendant la vie larvaire (58 p. 100) (tabl. 5). La durée de vie larvaire des animaux survivants est nettement augmentée : 98 jours en moyenne au lieu de 67. La sous-alimentation retarde les mues, mais la diapause n'en est pas pour autant modifiée, ni le poids moyen du protostade (différences non significatives). A 30°, il est donc impossible d'obtenir des animaux beaucoup plus légers ; sous-alimentés, ils meurent ou bien ils retardent leur mue pour s'ajuster à peu près aux normes spécifiques dans les conditions données.

TABLEAU 5

Effet de la sous-alimentation à 30°

		Alimentation normale N = 64	Sous-alimentation N = 50
Mortalité pendant la vie larvaire (%)		3	58
Durée moyenne de la vie larvaire (j)		67	98
Poids du protostade (mg)	Moyenne	585	521
	i c	558-612	475-567
	s	101	95
Durée du protostade (j)	Moyenne	49	45
	i c	45-53	37-53
	s	11	16

(N = nombre d'animaux ; *i c* = intervalle de confiance ; *s* = écart-type).

e) *Conclusions*

La vie larvaire précédant la diapause se décompose en trois zones bien précises eu égard aux conditions thermiques (30° et 20°) :

— *Chaleur « obligatoire » : trois premiers stades,* obligation de température élevée pour la survie des larves (FUZEAU-BRAESCH, 1966), si les animaux subissent 20° directement dès l'éclosion, il se produit une forte mortalité.

— *Chaleur « facultative » : stades 4, 5, 6,* de grandes variations de températures sont supportées par l'animal (dont le poids du protostade peut être très variable), sans que le déterminisme de la diapause soit modifié.

— *Chaleur « déterminante » : stades 7, 8, 9,* c'est là que la diapause est induite par la température élevée (30°). C'est la chaleur (30°), ou le refroidissement (20°), subis dans les trois derniers stades qui s'avèrent décisifs dans l'orientation du développement.

La diapause de *Gryllus campestris* n'est pas obligatoire ; en réalité, *cette diapause est facultative, son apparente obligarité ne correspond qu'au sens de sa réponse à la température.* En effet, la vitesse de développement de la larve dans son habitat (été chaud) induit toujours la diapause.

D'après l'ensemble des expériences réalisées, il est donc aisé de conclure que l'absence de diapause après élevage des larves à 20° *n'est pas due à un simple ralentissement de la croissance, un simple allongement de la vie larvaire.* C'est un ensemble de processus différents qui sont induits, ne comportant *aucun risque de mortalité,* et aboutissant à *deux états particuliers* qualitativement définis.

D'après le concept de BECK (1968 *a* et *b*), on peut valablement parler de *programmes de développement,* l'un à 20° sans diapause, l'autre à 30° avec diapause —

programmes qui sont physiologiquement enclenchés par les conditions thermiques subies pendant les trois stades précédant celui de la diapause.

Le déterminisme de la diapause se situe dans une zone *prédiapause* du développement, plus précisément dans les trois derniers stades précédant le protostade. C'est là que les températures de 30 ou 20° vont *enclencher l'un des programmes :* absence ou présence de diapause. C'est le facteur « température » du milieu qui rend l'animal apte à entrer ou non en état de diapause et non un génotype s'exprimant « spontanément » et indépendamment du milieu.

Ces deux programmes « absence ou présence de diapause » correspondent à une réalité métabolique qui se manifeste par des variations de poids et de taille de l'animal, lesquelles nous permettent de prévoir dans certains cas l'orientation vers l'un ou l'autre des programmes de développement.

L'existence d'un système de double programmation est à rapprocher du concept de « developmental alternative » ou « alternative de développement » présenté par LEES (1966) pour la diapause facultative des pucerons. Ces « alternatives » peuvent être déterminées par la température, la photopériode, aussi bien que par d'autres facteurs internes ou externes selon les espèces.

Chez *Gryllus campestris*, les deux programmes aboutissent au laboratoire à une évolution finale identique dans le temps (adultes à la même date) suggérant l'image d'un feed-back ou rétro-contrôle tel que l'a proposé FUZEAU-BRAESCH (1966) : diapause après croissance larvaire rapide, pas de diapause après croissance larvaire lente.

2. — PHOTOPÉRIODISME

Chez l'insecte étudié ici, la mue d'entrée en diapause est accélérée ou différée respectivement par une courte ou une longue photopériode (FUZEAU-BRAESCH, 1963). Il en résulte une synchronisation de l'entrée en diapause de l'ensemble d'une population naturelle avec l'évolution des conditions saisonnières d'automne. Par contre, la diapause elle-même, programmée par la chaleur estivale subie par la larve, est insensible à la photopériode (FUZEAU-BRAESCH, 1965).

a) *Photopériode constante*

Les deux photopériodes choisies, 10 h et 16 h de lumière par jour, sont maintenues durant toute la vie larvaire. Un lot témoin a été élevé en lumière continue. La température et l'humidité relative sont également fixées à 30° et 55 p. 100. Les animaux sont répartis dans les trois conditions dès la naissance.

Le tableau 6 montre une accélération de l'évolution larvaire en courte photopériode correspondant à un nombre de stades plus faible, en majorité 7 à 8 au lieu de 9 à 10 stades en longues photopériodes. En lumière continue, la situation est mixte : on observe une majorité (65 p. 100) d'individus à 9 stades, avec un faible pourcentage à 8 stades (15 p. 100) et 10 stades (20 p. 100). L'étalement de la mue d'entrée au protostade est faible en courte photopériode (22 jours), beaucoup plus grand en longue photopériode (46 jours), avec une valeur intermédiaire en lumière continue. Ces résultats montrent que la photopériode est le facteur important qui agit sur la durée de la vie larvaire et sur le *nombre de stades larvaires* lorsque les insectes vivent à 30°.

Ces résultats sont parfaitement cohérents avec les observations précédentes de FUZEAU-BRAESCH (1963) montrant que la photopériode agit sur la longueur du stade précédant celui de la diapause. La diapause existe toujours.

TABLEAU 6

Évolution larvaire obtenue dans des populations maintenues en régime lumineux fixe *durant toute la vie larvaire précédant la diapause*

Conditions	Nombre d'animaux	Nombre de stades de la vie larvaire précédant le protostade (%)				Durée moyenne de vie larvaire précédant le protostade (jours)	Poids moyen du protostade (mg)		Étalement de la mue d'entrée au protostade
		7	8	9	10				
10/24 h	69	57	39	4	0	45	*i c* *s*	400 374-426 112	22
16/24 h	38	0	0	63	37	88	*i c* *s*	604 573-637 85	46
24/24 h	62	0	15	65	20	67	*i c* *s*	571 544-598 102	38

(*i c* = intervalle de confiance ; *s* = écart-type).

b) *Photopériode changeante*

Les grillons sont soumis successivement au cours de la vie larvaire à deux photopériodes, 16 h puis 10 h ou inversement. Le changement est effectué à un âge déterminé de la vie larvaire pour chaque lot expérimental.

Tous les élevages sont maintenus dans les mêmes conditions de température (30°) et d'humidité relative (55 p. 100). (Pour simplifier la lecture du texte, on dénomme chaque lot par le nombre de jours passés à la photopériode de 16 h.)

Du tableau 7, il ressort les points suivants : le type à 10 stades n'existe pas dans les deux premiers lots (5 et 10), ce qui les rend identiques aux animaux obtenus lorsque la vie larvaire est maintenue en permanence à la photopériode de 10 h. A partir du 10e jour, le type à 7 stades disparaît. Au 14e jour, apparaît un pourcentage important d'animaux à 9 stades (79 p. 100) et une minorité de 10 stades (4 p. 100). Après le 18e jour, les animaux à 7 et 8 stades disparaissent et on observe une induction du type à 9 et à 10 stades correspondant à ce que l'on obtient lorsque la photopériode de 16 h est maintenue durant toute la vie. La courte photopériode subie après le 18e jour (lots 18 à 44) n'induit plus d'animaux à 7 et 8 stades, ce qui montre qu'il existe un *déterminisme précoce du nombre de stades larvaires*. En effet, 18 jours de photopériode longue — soit 4 stades — suffisent à induire un type de développe-

ment que la courte photopériode, à laquelle les animaux sont soumis par la suite, ne peut plus modifier. Enfin, on peut noter dans les deux derniers lots (33 et 44), une augmentation du pourcentage des animaux à 10 stades larvaires, ce qui les rapproche du lot d'animaux élevés à 16 h de photopériode toute la vie. Tous les animaux entrent en diapause.

TABLEAU 7

Évolution larvaire obtenue dans des populations subissant un changement de régime lumineux décroissant *de 16 h à 10 h*

Jour du changement de photopériode de 16 h à 10 h	Nombre d'animaux	Nombre de stades larvaires précédant le protostade (%)				Durée moyenne de la vie larvaire (jours)	Poids moyen du protostade (mg)		Étalement de la mue d'entrée au protostade (jours)
		7	8	9	10				
5	35	26	60	14	—	48	*i c* *s*	430 374-426 112	20
10	45	—	47	53	—	55	*i c* *s*	447 401-457 75	21
14	54	—	17	79	4	57	*i c* *s*	441 422-463 76	21
18	62	—	—	81	19	59	*i c* *s*	473 451-495 85	20
23	63	—	—	86	14	59	*i c* *s*	461 439-483 77	19
27	65	—	—	80	20	61	*i c* *s*	494 475-515 81	17
33	52	—	—	69	31	63	*i c* *s*	534 513-555 76	13
44	48	—	—	56	44	72	*i c* *s*	582 562-604 74	14

(*i c* = intervalle de confiance ; *s* = écart-type).

Dans le tableau 8, on constate que la situation est un peu plus complexe que dans les expériences précédentes. Eu égard au nombre de stades des insectes de chaque lot, on peut dire que la répartition évolue progressivement d'un profil « longue photo-

période » vers un profil « courte photopériode » avec des intermédiaires, sans disparition complète d'un type ou de l'autre, sauf pour le lot 33 chez lequel on n'observe plus d'animaux à 10 stades.

TABLEAU 8

Évolution larvaire obtenue dans des populations subissant un changement de régime lumineux croissant *de 10 h à 16 h*

Jour du changement de photopériode de 10 h à 16 h	Nombre d'animaux	Nombre de stades larvaires précédent le protostade (%)				Durée moyenne de la vie larvaire (jours)	Poids moyen du protostade (mg)		Étalement de la mue d'entrée au protostade (jours)
		7	8	9	10				
10	30	3	7	60	30	78	*i c* *s*	595 573-615 46	54
14	55	18	8	65	9	68	*i c* *s*	544 507-583 135	68
18	48	8	13	56	23	71	*i c* *s*	551 523-579 97	69
23	58	19	33	40	8	55	*i c* *s*	496 465-529 122	60
27	64	17	42	32	9	52	*i c* *s*	448 420-476 114	60
33	57	42	47	11	0	58	*i c* *s*	417 387-447 116	59

(*i c* = intervalle de confiance ; *s* = écart-type).

Le changement après 18 jours (23, 27, 33) montre que la population conserve fortement l'effet de la courte photopériode subie au début de la vie larvaire et que la longue photopériode subie ultérieurement a une influence relativement faible. Le changement aux 23 et 27e jours montre une situation intermédiaire entre « 10 h toute la vie » où il existe une majorité de 7 et 8 stades et « 16 h toute la vie », majorité de 9 et 10 stades. Le dernier lot (33 jours) montre au contraire une induction très nette de 7 stades (42 p. 100) et 8 stades (47 p. 100) à côté d'un faible pourcentage de 9 stades (11 p. 100).

Ces résultats attestent donc ici aussi le rôle de la photopériode dans le déterminisme du nombre de stades larvaires.

Quant à la diapause, elle diminue progressivement (tabl. 9) et un fait nouveau apparaît, jamais encore obtenu dans *aucune autre condition utilisée : lorsque le changement de photopériode se fait au-delà du 23e jour*, des animaux *macroptères* apparaissent, tous sans diapause (essentiellement de sexe femelle) (ISMAIL et FUZEAU-BRAESCH, 1972 *c*).

Il suffit qu'une population élevée en photopériode de 10 h soit soumise à une photopériode de 16 h seulement durant ses trois derniers stades pour que le résultat le plus frappant soit obtenu : suppression presque totale de la diapause, maximum de modifications de la morphogenèse alaire.

Bien que la durée de la vie larvaire, le nombre de stades larvaires, le poids du protostade se modifient en comparaison avec les deux résultats en photopériode de 10 h et 16 h continue, *seul le passage de la courte vers la longue photopériode* (10 h vers 16 h) *affecte la diapause* (tabl. 9) *pourtant très stable à la température de 30° et dans toutes les autres conditions*, lorsque ce changement est effectué au début des trois derniers stades larvaires (plus particulièrement des deux derniers stades). En même temps, la morphogenèse est troublée au point de provoquer une grande apparition d'animaux macroptères — ces derniers étaient jusqu'à présent signalés sporadiquement dans les élevages, et très rarement dans la nature (SELLIER, 1955).

TABLEAU 9

État de diapause obtenue dans des populations subissant un changement de régime lumineux décroissant *de 16 h à 10 h*

	Jours du changement de photopériode de 16 h à 10 h							
	5	10	14	18	23	27	33	44
Durée moyenne du protostade (j) ...	50	68	59	54	59	57	56	55
Pourcentage avec diapause (24-88 j) .	100	100	100	100	100	100	100	100

Diapause et macroptérisme obtenus dans des populations subissant un changement de régime lumineux croissant *de 10 h à 16 h*

Conditions	Jours de changement de photopériode de 10 h à 16 h						
	5	10	14	18	23	27	33
Durée moyenne du protostade (j)	52	50	37	37	24	16	16
Pourcentage d'animaux avec diapause	92	84	72	66	49	17	13
Macroptérisme (femelles) (%)...	—	—	—	—	45	65	65

c) *Conclusions*

Chez *Gryllus campestris*, la simultanéité de l'apparition du macroptérisme et de la disparition de la diapause à 30° ne s'observe que sous l'effet du *changement* d'une photopériode courte vers une longue, *changement évidemment de sens opposé à celui que subit normalement l'animal dans la nature* dans son aire de répartition géographique.

La photopériode tend à réguler la croissance et le développement comportant une succession d'événements programmés : détermination du nombre de stades larvaires, durée de vie larvaire, poids et synchronisation des mues d'entrée au protostade entre elles, ce qui tend à homogénéiser les populations à l'entrée en diapause, quelles que soient les dates de naissance des individus. La photopériode constitue ici l'information qui permet à l'animal de réguler sa croissance, son développement, son entrée en diapause à une époque régulière avant que ne survienne la mauvaise saison : l'arrêt de développement programmé en acquiert donc un aspect parfaitement adaptatif.

On considère aujourd'hui que l'activité rythmique est une propriété fondamentale de tous les êtres vivants et que le fonctionnement de tous les niveaux d'organisation est rythmé : tissus, cellules, noyaux, cytoplasmes (REINBERG, 1971). Les différents processus vitaux se déroulent au cours du temps d'une manière organisée « temporellement structurée » (HALBERG, 1969).

Cette conception peut permettre de mieux comprendre, chez *Gryllus campestris*, le bouleversement exercé par le changement de photopériode de sens inverse à celui que subit normalement l'animal dans la nature (passage de 10 à 16 h de lumière par jour) puisque, dans ce cas unique, la diapause ne se manifeste pas dans les conditions thermiques qui la programment normalement et, plus encore, la morphogenèse est modifiée par apparition de macroptérisme. Les programmes de développement avec ou sans diapause ont été organisés au cours de la phylogenèse en étroite relation avec les conditions lumineuses saisonnières du lieu où vit l'insecte. En ce sens, on peut dire que la *programmation des organismes est écologique.*

D'après WIGGLESWORTH (1961), les diverses possibilités latentes d'un système génétique se manifestent seulement quand la cellule ou l'organisme sont dans le milieu ou au stade de développement adéquats. Dans l'organisme, la différenciation aussi bien que le développement des larves, nymphes et adultes, relèvent d'un phénomène de polymorphisme. Pour cet auteur, le polymorphisme lié « aux conditions du milieu » et le polymorphisme « génétique » ne s'opposent pas, mais se distinguent en fonction du degré de dépendance des gènes par rapport au milieu (qu'il soit interne ou externe). Il est désormais classique d'envisager le génome d'un organisme comme un stock d'informations codées qui exercent leur action au niveau moléculaire dans la cellule. La croissance et la différenciation d'une larve d'insecte comprennent la répartition et l'exécution séquentielle d'une telle information : c'est ce qu'on entend ici par *programme de développement.* Un tel programme comprend le déterminisme de la forme, l'évolution larvaire générale et l'*état de diapause.*

3. — Aspects génétiques

a) *Comparaison de populations d'origines géographiques différentes*

Toutes les expériences, jusqu'à présent, ont été réalisées avec des insectes de plaine. Le grillon utilisé ici vit aussi en montagne. La comparaison de souches de plaine avec une souche de montagne permet de rechercher si la programmation des caractères biologiques décrite ci-dessus est modifiée, et de voir comment une adaptation génétique à certains climats peut se manifester (Ismail et Fuzeau-Braesch, 1972 *b*).

La comparaison porte sur trois populations provenant de la région parisienne (Orsay), du Bassin aquitain (Toulouse) et des Alpes (Savoie : Aussois, 1 200 m d'altitude). Les parents sont récoltés à l'état de jeunes adultes dans la nature, en mai pour les souches de plaine, en août pour celle de Savoie, et les expériences sont effectuées sur la génération F 1 au laboratoire dans les conditions suivantes :

— Condition diapausante : 30° toute la vie larvaire.

— Conditions non diapausantes : 20°. Les insectes restent 12 jours à 30°, puis à 20° à partir du 13e jour après l'éclosion, jusqu'à la mue d'entrée au protostade. Au protostade, les insectes sont replacés à la température de 30°.

L'ensemble des caractères étudiés dans ce travail est examiné parallèlement pour les trois souches.

La population de montagne se distingue des deux autres populations de plaine par :

1° le nombre de stades larvaires précédant la diapause ; Orsay et Toulouse : majorité d'insectes à 9 stades, Savoie : 8 stades, à 30° en lumière continue ;

2° la durée moyenne de vie larvaire précédant la diapause est plus courte : 55 jours au lieu de 65 à 72 jours, dans des conditions de vie identiques ;

3° le poids de l'insecte à son entrée en diapause très nettement plus faible (450 mg en moyenne) tandis qu'« Orsay » et « Toulouse » fournissent des lots identiques (615 et 617 mg en moyenne) ;

4° le poids plus faible du protostade sans diapause, après élevage à 20°.

Par contre, en ce qui concerne la diapause elle-même et son système de programmation par la chaleur, les trois populations s'avèrent très proches l'une de l'autre dans les conditions retenues : la diapause programmée à 30° est semblable en durée (54 à 59 jours) ; *comme les deux populations de plaine, celle de montagne répond à la température de 20° par l'absence de diapause* (durée moyenne du protostade : 14 à 18 jours), *confirmant ainsi la spécificité du système de base du déterminisme de cette diapause.*

En conclusion, l'adaptation génétique au climat de montagne s'est faite à l'intérieur de la même programmation par modification de certaines caractéristiques de la vie larvaire permettant à l'espèce d'« amortir » parfaitement bien les fluctuations du milieu et de demeurer strictement univoltine.

b) *Suppression de la diapause par sélection génétique*

Une étude de la programmation de la diapause est réalisée ici par comparaison d'une souche sauvage diapausante avec une souche de laboratoire sélectionnée de telle façon qu'elle ne manifeste plus de diapause lorsque la larve est maintenue à la température élevée de 30°. Six couples d'animaux furent recueillis en mai 1969 et maintenus pour la reproduction en laboratoire à 30° en lumière continue. Dans les mêmes conditions, pendant cinq générations, on a sélectionné des grillons dont le stade affecté par la diapause était le plus court (4 à 8 couples au départ). Une souche stable fut ainsi obtenue en F 6, dont tous les individus étaient sans diapause, sans qu'il y ait de modification morphologique apparente.

On étudie, d'une part, l'effet de la température de 20° pendant la vie larvaire et l'effet de la basse température « d'hibernation » de 12° au stade de la diapause.

Le protocole expérimental qui, appliqué à la souche non sélectionnée, supprime la diapause dans des conditions optimales (pour la souche sauvage) est repris ici : 12 jours à 30°, puis 20° à partir du 13e jour après l'éclosion.

Pour une population de 110 animaux, on observe, après le 13e jour, une mortalité rapide progressive. Au bout de 5 semaines, plus de la moitié de la population meurt (56 p. 100), à la 8e semaine, on arrive à 82 p. 100 de mortalité (Ismail et Fuzeau-Braesch, 1972 *a*). Aucune perte n'affecte les lots d'animaux non sélectionnés traités de la même façon.

La température de 12° convient au laboratoire pour l'élimination de la diapause programmée à 30°. Au bout de 12 semaines à cette température, l'animal reprend son développement et effectue la mue de protodeuto-stade en moins de 15 jours lorsqu'on le réchauffe à 30°. Il n'y a pas de mortalité et l'animal est sain.

On traite de la même façon à 30° en lumière continue deux lots d'animaux, l'un non sélectionné, l'autre sélectionné. Dès le début du protostade, les insectes sont portés à 12°. Il n'y a aucune mortalité chez les premiers, tandis que les seconds sont fortement affectés par le séjour à cette température. Les insectes de la souche sélectionnée ne supportent plus le refroidissement au protostade : on observe une mortalité progressive. Jusqu'à la 4e semaine, la mortalité est de 18 p. 100, elle augmente fortement de la 5e à la 7e semaine (41 à 80 p. 100), pour atteindre 94 p. 100 à la 9e semaine.

c) *Conclusion*

En éliminant par sélection la réponse « diapause » à la température de 30° pendant la vie larvaire, *on supprime en même temps* à l'animal la possibilité de *survivre à 30°* pendant la même période, — condition qui entraîne précisément la disparition de la diapause chez les Grillons non sélectionnés. Ainsi donc, *les programmes de développement sont génétiquement liés*. En sélectionnant une souche sans diapause (30°), on élimine la possibilité de survie de l'animal dans les conditions thermiques qui induisent un développement continu (20°). Chez cette espèce, c'est l'ensemble du système de programmation qu'on a éliminé par sélection, ce qui démontre bien — et c'est le point essentiel — l'*unité du système analysé, et la réelle interdépendance fonctionnelle des deux programmes* « avec ou sans diapause ».

Reçu pour publication en mai 1976.

SUMMARY

DIAPAUSE IN A UNIVOLTINE SPECIES : (ONE GENERATION PER YEAR) *GRYLLUS CAMPESTRIS* L. (ORTHOP.) EXTERNAL FACTORS AND PROGRAMMING

The analysis of the influence of temperature, photoperiodism, and of certain genetic aspects of the univoltine species (one generation per year) demonstrates that diapause is not « obligatory » ; rather, it is the result of a program governed by temperature under natural ecological conditions.

The analysis further shows that this programming has only one normal solution which is genetically unit-coded.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BECK S. D., 1968 *a*. Environmental photoperiod and the programming of insect development, in « Evolution and Environment ». *Yale, University Press*, 279-296.

BECK S. D., 1968 *b*. Insect photoperiodism. *Academic Press*, 288 p.

FUZEAU-BRAESCH S., 1963. Ajustement du cycle de vie avec les saisons chez un Insecte univoltin. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, **256**, 792-794.

FUZEAU-BRAESCH S., 1965. Hibernation de *Cryllus campestris :* analyse de la stabilité et des exigences de la diapause. *C. R. Soc. Biol.*, Paris, **158**, 1048-1052.

FUZEAU-BRAESCH S., 1966. Étude de la diapause de *Gryllus campestris* (Orthoptera). *J. Insect Physiol.*, **12**, 449-455.

HALBERG A., 1969. Chronobiology. *Ann. Rev. Physiol.*, **31**, 675-725.

ISMAIL S., FUZEAU-BRAESCH S., 1972 *a*. Analyse du déterminisme de la diapause larvaire de *Gryllus campestris* (Orthoptères) : suppression de la diapause par sélection génétique. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, **275**, 1007-1009.

ISMAIL S., FUZEAU-BRAESCH S., 1972 *b*. Caractères biologiques de la diapause chez *Gryllus campestris* (Orthoptères) : Comparaison de populations d'origines géographiques différentes. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, **275**, 2407-2409.

ISMAIL S., FUZEAU-BRAESCH S., 1972 *c*. Action du photopériodisme sur le nombre de stades larvaires, la diapause et la morphogenèse chez *Gryllus campestris* (Orthoptères). *C. R. Acad. Sci.*, Paris, **275**, 2535-2538.

ISMAIL S., FUZEAU-BRAESCH S., 1973. Déterminisme de la diapause de *Gryllus campestris :* Analyse de la programmation au cours de la vie larvaire. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, **276**, 621-623.

LEES A. D., 1955. The physiology of diapause in Arthropods. *Cambridge University Press*, 151 p.

LEES A. D., 1966. The control of polymorphism in aphids. *Adv. Insect Physiol.*, **3**, 207-277.

REINBERG A., 1971. Chronobiologie humaine. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **96**, 343-344.

SELLIER R., 1955. Recherches sur la morphogenèse et le polymorphisme alaire chez les Orthoptères gryllides. *Ann. Sci. nat. Zool.*, (II), 595-739.

WIGGLESWORTH V. B., 1961. Polymorphism — a tentative hypothesis. *Symp. Roy. Entomol. Soc.*, London, **1**, 103-113.

Ann. Zool.-Écol. anim., 1976, **8** (3), 367-371.

LA DIAPAUSE ET L'HÉTÉROGÉNÉITÉ DU DÉVELOPPEMENT CHEZ LES AELIA (*HETEROPTERA, PENTATOMIDAE*) ET LES TRICHOGRAMMES (*HYMENOPTERA, TRICHOGRAMMATIDAE*)

J. VOEGELÉ

Station de Zoologie et de Lutte biologique,
Centre de Recherches d'Antibes, I. N. R. A.,
06602 Antibes

RÉSUMÉ

L'examen de la diapause chez deux groupes d'insectes très éloignés, les *Aelia* (*Heteroptera, Pentatomidae*) et les Trichogrammes (*Hymenoptera, Trichogrammatidae*) permet de constater que si l'induction de la diapause touche généralement en même temps une population homogène située dans un même environnement, l'installation de la diapause et sa durée sont très variables d'une race ou d'une population à une autre et même d'un individu à l'autre.

Si l'induction proprement dite de la diapause touche généralement en un même instant une population homogène située dans un même environnement, l'installation de la diapause et la durée de l'arrêt de développement induit, fluctuent par contre, dans de larges limites, non seulement d'une race ou population à une autre, mais d'un individu à l'autre. Nous avons eu l'occasion de vérifier cette assertion sur deux groupes d'insectes très éloignés : les *Aelia*, punaises préjudiciables aux céréales et les Trichogrammes, hyménoptères parasites d'œufs de Lépidoptères.

CAS D'AELIA ACUMINATA

La variabilité de l'intensité de la diapause au sein d'une même population a déjà été signalée chez *Aelia acuminata* L. (VOEGELÉ, 1961 ; HODĚK, 1968). Elle touche à la fois la longueur du cycle et la fécondité de l'insecte. La sélection dans

des conditions adverses à la diapause d'individus ne présentant pas d'arrêt de développement aboutit dès la 5e génération à l'obtention de lignées stables à cycle et fécondité homogènes, homodynames. L'hétérogénéité du développement s'accuse encore davantage d'une race géographique à une autre. Ainsi, la race marocaine d'*A. acuminata* est naturellement bi à tri-voltine, celle tchèque, univoltine. Chez la première, pour que la diapause puisse s'établir, tout le cycle larvaire doit être soumis aux courtes photopériodes (9 h) (VOEGELÉ, 1969) ; l'exposition du développement embryonnaire et des parents de la progéniture à ces mêmes conditions ne font que renforcer la diapause. Chez la seconde, comme le signale HODĚK, l'induction de la diapause peut s'installer non seulement dès le 5e stade larvaire, mais chez l'imago lui-même.

Par le biais de cette hétérogénéité *A. acuminata* a pu s'adapter au climat méditerranéen où du fait de son caractère polycyclique elle peut exploiter très tardivement les graminées d'automne tout en s'assurant par une diapause atténuée une protection suffisante contre le froid relativement modéré de ces régions. Dans le cas de climats plus continentaux (Tchécoslovaquie, U. R. S. S.), grâce à une plus grande sensibilité aux courtes photopériodes (conjuguées probablement avec des basses températures), le mécanisme d'induction de la diapause paraît opérer de manière plus forte, plus immédiate protégeant ainsi l'insecte contre des hivers beaucoup plus rigoureux.

Enfin, pour un même type de climat général, les nuances de réactions individuelles aux facteurs qui induisent la diapause permettent à ces Hétéroptères de s'adapter à des amplitudes relativement fortes de variations climatiques annuelles. A cette hétérogénéité à la fois individuelle et raciale doit vraisemblablement correspondre deux types de gènes distincts.

CAS D'AELIA COGNATA

Les photopériodes courtes induisent chez cette espèce un ralentissement du développement larvaire et une diapause de type imaginal qui s'instaure dès le 5e stade larvaire (VOEGELÉ, 1969). Dans ces mêmes conditions, pour une descendance donnée, les différences individuelles de durée de développement croissent au fur et à mesure que la température s'abaisse et que l'âge de la larve augmente (tabl. 1).

Il est ainsi possible de distinguer dans une même descendance, deux types de développement : l'un court et l'autre rapide qui offrent à ce Pentatomide des possibilités d'adaptation considérables. Lors des printemps à réveil très précoce (2 février en 1965 à Ifrane, Maroc) le développement rapide se produit sous des photopériodes courtes qui induisent un arrêt de développement estival pour lequel *Aelia cognata* est mal préparée physiologiquement. Par contre, le développement lent permet à une partie de la descendance d'atteindre le stade critique de la prénymphe à un moment où la photopériode est favorable au polyvoltinisme et où est assurée à l'espèce une meilleure coïncidence avec la plante-hôte. Lors des printemps à réveil tardif (21 avril 1971) la totalité de la population devient pratiquement homodyname. Inversement en fin d'année, lors des hivers précoces, c'est le développement lent

qui conduit à la survie de l'espèce (conditions de photopériode diapausantes) alors que le développement rapide conduit à la formation d'imagos sans arrêt de développement, incapables d'affronter les rigueurs de l'hiver.

TABLEAU I

Écarts extrêmes entre les durées de développement larvaire en jours en fonction de la température et de la photopériode

(lots de 30 *A. cognata* nourris de blé vert et de blé en grain concassé)

Photopériode	9 h		17 h
Température	24°	32°	24°
L_1	6	1	1
L_2	7	2	3
L_3	6	1	1
L_4	9	1	4
L_5	23	2	5
Total	51	7	15

CAS DES TRICHOGRAMMES

De nombreux auteurs, HOLLOWAY, 1913 et surtout TELENGA, 1954, 1956 ; QUEDNAU, 1957 pour la température ; MASLENNIKSWA, 1959 et BONNEMAISON, 1972 pour la photopériode ont montré que ces deux facteurs pouvaient induire chez les Trichogrammes un arrêt de développement au stade prénymphe qui peut être maintenu près d'un an à température de — 6°C.

Bien que cet arrêt soit immédiatement suspendu par le retour de conditions favorables, il ne s'agit pas d'une simple torpeur car il apparaît à un stade défini (celui de la prénymphe). Il implique finalement un processus physiologique qui ne diffère de la diapause que par sa plus faible intensité (DANILEVSKI, 1965). La surveillance journalière dans la région d'Antibes de l'hivernation des descendants d'une même femelle renouvelée tous les 7 jours du 14-9-73 au 6-3-74 pour chacune des 4 souches de Trichogrammes suivantes : *T. evanescens* (souches « Antibes » et « Maroc », *T. euproctidis* et *T. acheae*, confirme l'existence d'un arrêt de développement au stade prénymphal. Elle nous a permis de préciser en outre une différence de réaction des individus vis-à-vis des facteurs inducteurs de cet arrêt qui se traduit par un étalement des émergences imaginales. Plusieurs remarques peuvent être faites par ailleurs (fig. 1) :

La durée de développement larvaire est homogène non seulement entre individus mais entre espèces pour une date d'exposition hivernale donnée.

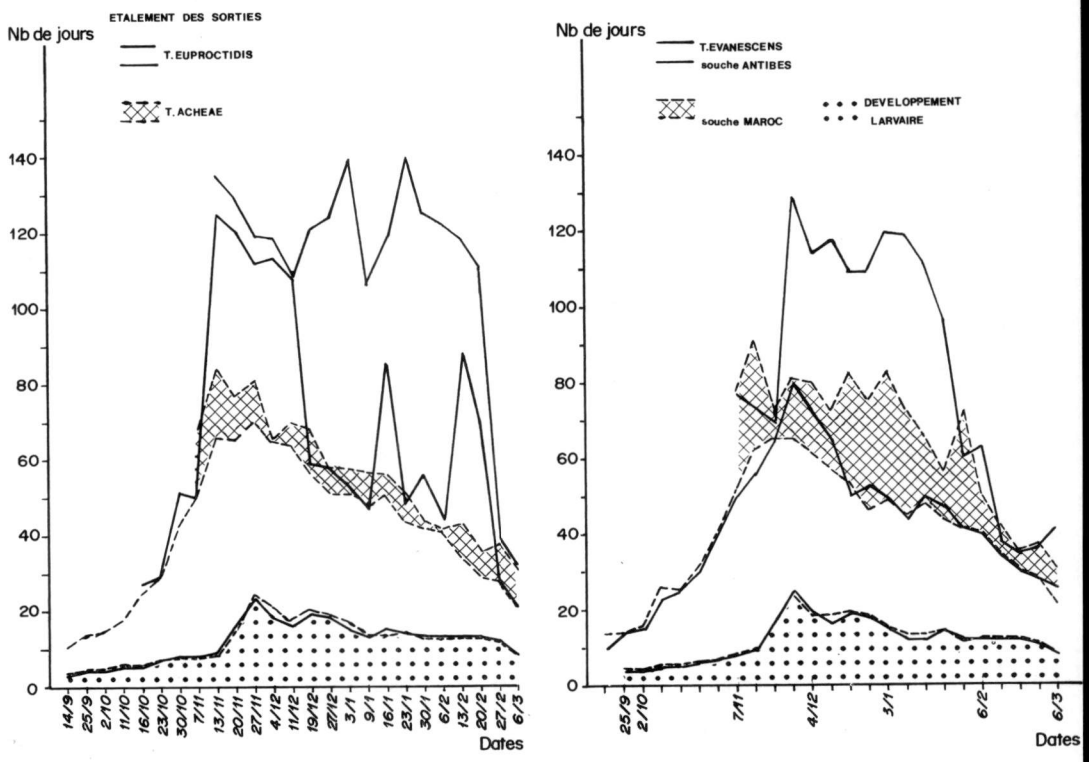

FIG. 1. — *Développement larvaire et étalement du développement nymphal de 4 souches de Trichogrammes :* T. euproctidis GIR., T. acheae NAGARADJA et NAG., T. evanescens WESTW., *souches « Antibes » et « Maroc ». Lots d'œufs d'*Ephestia kuehniella ZELL. *exposés sous abri du 14-9-1973 au 6-3-1974 après parasitisme au laboratoire.*

Une espèce au moins, *T. acheae*, présente un développement nymphal relativement homogène au sein d'une même descendance durant toute l'hivernation.

L'amplitude maximale de variation individuelle de la durée de la nymphose s'observe chez *T. euproctidis* où elle peut atteindre près de 3 mois.

Il peut exister chez une même espèce une différence nettement marquée dans l'hétérogénéité du développement nymphal d'une race géographique à une autre. Ainsi, l'étalement des sorties de *T. evanescens* souche « Antibes » est plus du double de celui de *T. evanescens* souche « Maroc ».

CONCLUSION

Dans tous les cas le retour aux conditions optimales supprime l'hétérogénéité de développement. Tout se passe comme si, à partir d'une certaine température, la quantité de médiateur nécessaire au développement (ecdysone ou autre) devenait immédiatement disponible pour tous les individus d'une même population et qu'à des températures plus basses les seuils individuels de sensibilité à ce même médiateur

pouvaient s'exprimer. Grâce à cette hétérogénéité du développement les insectes s'assurent une meilleure garantie de coïncidence possible avec leur hôte alimentaire : graminées pour les *Aelia*, œufs de Lépidoptères pour les Trichogrammes. Diapause et hétérogénéité du développement apportent ainsi à l'insecte un système à double sécurité : survie sous des conditions climatiques défavorables et coïncidence avec l'hôte alimentaire.

Reçu pour publication en mai 1976.

SUMMARY

DIAPAUSE AND HETEROGENEITY OF DEVELOPMENT IN *AELIA* (*HETEROPTERA, PENTATOMIDAE*) AND IN *TRICHOGRAMMA* (*HYMENOPTERA, TRICHOGRAMMATIDAE*)

The study of the diapause in two groups of very distant insects, the *Aelia* (*Heteroptera, Pentatomidae*) and the *Trichogrammidae* (*Hymenoptera, Trichogrammatidae*) allows us to state that, whereas diapause induction generally concerns at the same time an homogeneous population placed in the same environment, the setting up and duration of diapause greatly vary from one breed or population to another one and even from one insect to the other.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BONNEMAISON L., 1972. Diapause et superparasitisme chez *Trichogramma evanescens* WESTWOOD. *Bull. Soc. Entom. France*, **77** (5-6), 122-132.

DANILEVSKII A. S., 1965. Photoperiodism and seasonal development of insects. *Olive et Boyd. Edimburg et London*, 283 pp.

HODĚK I., 1968. Terminaison of adult diapause. *Intern. Congr. Entomol.*, **1**, 385.

MASLENNIKOVA V. A., 1959. On the problem of the overwintering and diapause of Trichogrammatids *Trichogramma evanescens* WESTW. *Vest. Leningr. Univer.*, **14**, 3, 91-96.

QUEDNAU W., 1957. Über den Einfluss von Temperatur and Luftfenchtigkeit auf den Eiparasiten *Trichogramma cacoeciae* MARCHAL. Eine biometrische studie). *Mitt. Biol. Bund Anst. Ld. Forstw.*, **90**, 68 pp.

TELENGA N. A., 1954. Über die Winterdiapause der *Trichogramma evanescens* WESTW. *Biol. Bek. Meth. Schadlinsekten*, 34-54.

TELENGA N. A., 1956. Investigations sur *Trichogramma evanescens* WESTW. et *T. pallida* MEYER et leur utilisation pour le contrôle des insectes nuisibles en U.R.S.S. *Ent. Obozr.*, **35**, 599-610.

VOEGELE J., 1961. Les punaises des céréales au Maroc. Possibilités d'obtention des œufs à contre-saison. *Cah. Rech. Agr. Rabat*, **14**, 7-26.

VOEGELE J., 1969. Les *Aelia* du Maroc. *Al Awamia*, **30**, 140 p.

Ann. Zool.-Écol. anim., 1976, **8** (3), 373-380.

INFLUENCE DE LA PHOTOPÉRIODE ET DE LA TEMPÉRATURE SUR QUELQUES ASPECTS DE LA DIAPAUSE IMAGINALE CHEZ LES FEMELLES DE *TETRIX UNDULATA* (SOW.) (ORTHOPTÈRE, TETRIGIDAE)

M. PORAS

Laboratoire de Biologie animale C,
Université Pierre et Marie Curie,
12, rue Cuvier, 75005 Paris

RÉSUMÉ

L'induction de la diapause et son intensité sont sous le contrôle de la photopériode et de la température.

Dans la nature, la diapause est levée progressivement. Lorsque la diapause n'est pas complètement terminée il existe une corrélation entre le nombre de femelles qui pondent, la photopériode et la température.

Le développement de diapause présente un optimum thermique compris entre 8° et 25°-20°.

La fécondité et la fertilité sont plus élevées chez les femelles qui pondent après hibernation que chez celles qui pondent sans hibernation préalable.

INTRODUCTION

Dans la région parisienne *Tetrix undulata* (SOW) (KEITH, McE. KEVAN, 1953) passe l'hiver à l'état imaginal et larvaire. Il est possible de capturer simultanément des imagos et des larves au début du printemps en Europe (CARPENTIER, 1952 ; HAIJ, 1909 ; SICKER, 1964 ; WEGLENSKI, 1964).

Nous ne nous intéresserons ici qu'à la forme d'hibernation imaginale. Les femelles capturées début octobre dans la nature ne présentent aucun signe de développement de leurs ovocytes. SICKER (1964) analysant expérimentalement ces faits conclut à l'existence d'une diapause ovarienne induite par les photopériodes inférieures à 18 h-6 h. Dans la nature cette diapause est levée par l'hiver.

Nous avons montré précédemment (PORAS, 1974) que la photopériode critique se situe entre 12 h-12 h et 14 h-10 h à 30°. Nous nous proposons de montrer ici, l'effet de la température sur l'induction de la diapause imaginale. Concernant la terminaison de cette diapause nous envisagerons la fin de la diapause dans la nature par capture au cours de l'hiver (une partie des résultats a déjà été publiés (PORAS, 1973) et expérimentalement l'action de la température au cours de l'hibernation. Dans ces deux cas la fin de la diapause est estimée pour des insectes élevés sous trois photopériodes et deux températures. D'autre part la fertilité et la fécondité sont comparées chez des femelles ayant hiverné ou non.

MÉTHODE

Sont considérées en diapause les femellles qui ne pondent pas.

Les paramètres utilisés pour déterminer la fin ou la non-diapause sont :

— le pourcentage de femelles ayant pondu ;
— le délai de ponte (nombre de jours séparant la première ponte de la mue imaginale ou dans le cas d'insectes hivernants de la date de mise en expérience).

Pour les conditions d'élevage nous renvoyons à nos précédentes publications.

I. — INDUCTION DE LA DIAPAUSE IMAGINALE

Les insectes proviennent d'un élevage larvaire dense sous photopériode décroissant progressivement de 16 h-8 h à 12 h-12 h à 30°. Au moment de la mue imaginale les insectes sont isolés par couples dont les mâles permutent, et transférés aux photopériodes de 8 h-16 h, 12 h-12 h, 16 h-8 h soit à 30° soit sous thermopériode de 25°-20°.

Les résultats sont présentés figure 1.

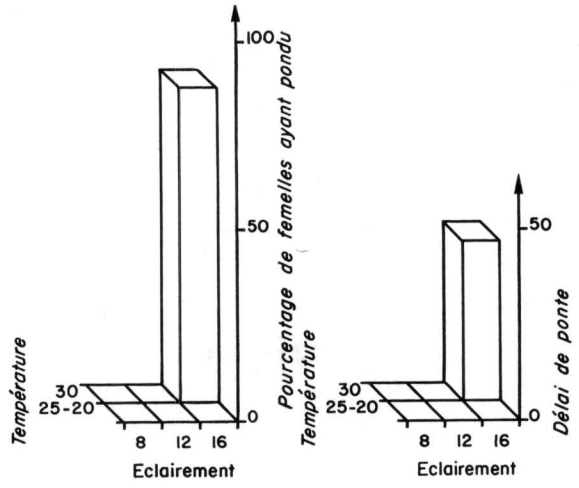

FIG. 1. — *Induction de la diapause imaginale*
Pourcentage de femelles ayant pondu et délai de ponte en fonction de la photopériode et de la température d'élevage

Les résultats sont conformes à ce que nous avons obtenu pour des élevages sous photopériode constante depuis l'éclosion (PORAS, 1973) : à 8 h-16 h, 12 h-12 h aucune femelle ne pond, seule à 16 h-8 h 30° une fraction des femelles pond. A la température de 25°-20°, aux trois photopériodes étudiées, la diapause est de 100 p. 100.

Les températures élevées abaissent le seuil de sensibilité à la photopériode et permettent la rupture de la diapause d'une fraction des femelles (pour les longues photopériodes).

II. — TERMINAISON DE LA DIAPAUSE AU COURS DE L'HIVER

Les insectes sont récoltés en septembre-octobre et maintenus dans la nature dans des cagettes. A différents moments les insectes sont introduits au laboratoire, élevés isolément par couples sous les photopériodes de 8 h-16 h, 12 h-12 h, 16 h-8 h à 30° et pour deux prélèvements à la thermopériode 25°-20°.

Les résultats sont présentés figure 2 pour les élevages à 30° et figure 3 pour les élevages à 25°-20°.

Dès le 3 octobre 100 p. 100 des femelles pondent à 16 h-8 h 30°. Il faut attendre la mi-janvier pour que la diapause soit terminée lorsque les élevages sont réalisés à 8 h-16 h, 12 h-12 h à 30°. Par contre à 25°-20° ce n'est que pour 16 h-8 h que 100 p. 100 des femelles pondent pour les captures de mars. L'étude du délai de ponte confirme

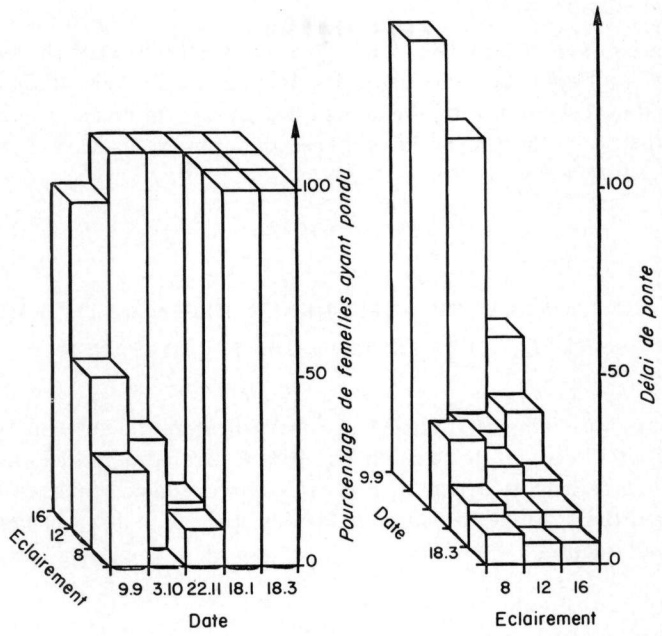

FIG. 2. — *Terminaison de la diapause dans la nature, élevage à 30°*
Pourcentage de femelles ayant pondu et délai de ponte
en fonction de la photopériode et de la date de prélèvement

ces résultats, le délai diminue pour les prélèvements successifs de l'hiver. Il est donc confirmé que la diapause est levée progressivement au cours du développement de diapause (ANDREWARTHA, 1952).

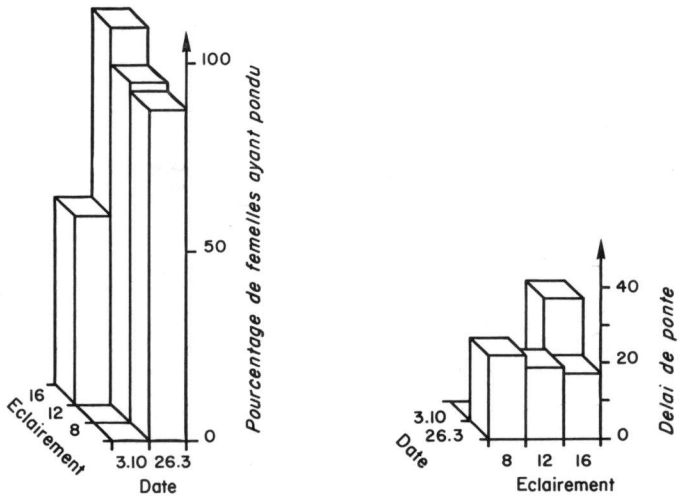

FIG. 3. — *Terminaison de la diapause dans la nature, élevage à 25-20°*
Pourcentage de femelles ayant pondu et délai de ponte
en fonction de la photopériode et de la date de prélèvement

En ce qui concerne les prélèvements du 18-3 et 26-3 on peut se demander si les insectes n'ont pas déjà commencé leur développement de post-diapause. En effet le délai de ponte est d'environ 5 jours alors qu'il est de 7 jours en janvier (16 h) ainsi que dans le cas de la rupture de la diapause par implantation de corps allates de femelles de *Locusta* actives (PORAS, 1975).

III. — INFLUENCE DE DIFFÉRENTS RÉGIMES THERMIQUES SUR LA TERMINAISON DE LA DIAPAUSE

Les insectes proviennent d'un élevage larvaire dense à 30° sous photopériode décroissant progressivement de 16 h-8 h à 12 h-12 h. Au moment de la mue imaginale les insectes sont transférés à 8 h-16 h et au bout de deux semaines mis dans les différentes conditions d'hibernation sous la photopériode 8 h-16 h. Quatre régimes thermiques sont réalisés :

— une thermopériode de 10° (8 h) 3° (12 h),
— une température de 8°,
— une thermopériode de 25° (12 h) 20° (12 h),
— insectes maintenus à 30°.

Le témoin (ct) correspond aux insectes de même origine transférés au moment de la mue imaginale à 8 h-16 h, 12 h-12 h, 16 h-8 h à 30°.

Après 8 semaines d'hibernation la fin de diapause est testée sous 3 photopériodes à la température de 30° (fig. 4), à la thermopériode de 25°-20° (fig. 5).

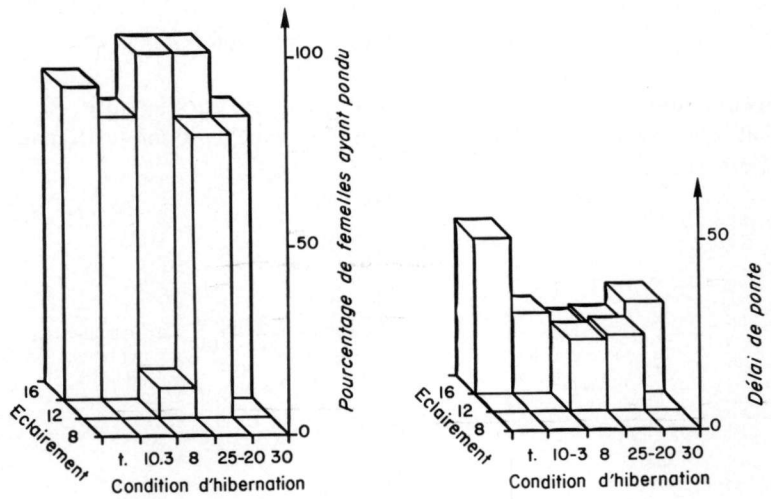

FIG. 4. — *Influence de la température d'hibernation, élevage à 30°*
Pourcentage de femelles ayant pondu et délai de ponte en fonction de la photopériode (post-hivernale) et la condition thermique au cours de l'hibernation expérimentale

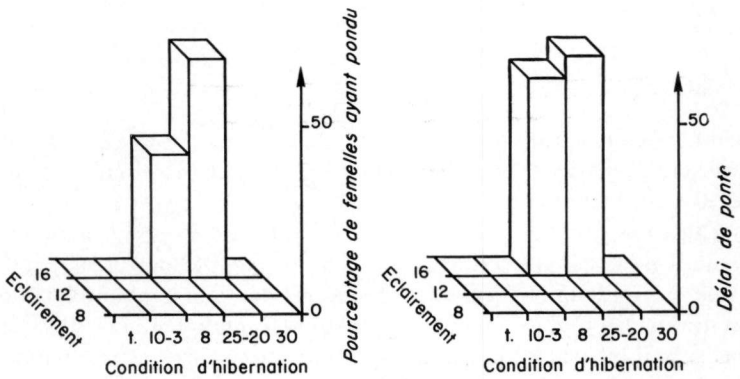

FIG. 5. — *Influence de la température d'hibernation, élevage à 20-25°*
Pourcentage de femelles ayant pondu et délai de ponte en fonction de la photopériode (post-hivernale) et de la condition thermique au cours de l'hibernation expérimentale

Le transfert à 16 h-8 h 30° permet à une fraction importante de femelles de pondre. Ce n'est cependant que dans les conditions 8° et 25°-20° que le pourcentage atteint 100 p. 100. De même ce n'est que pour ces 2 régimes thermiques qu'une partie des femelles pond à 12 h-12 h 30° et 16 h-8 h 25°-20°. C'est également pour ces conditions que les délais de ponte sont les plus courts.

Ce sont ces deux régimes thermiques qui assurent le mieux la terminaison de la diapause. Les températures plus faibles ou plus élevées sont moins efficaces. Le développement de diapause présente un optimum thermique situé entre 8° et 25°-20°.

IV. — COMPARAISON DE LA FÉCONDITÉ ET DE LA FERTILITÉ CHEZ LES INSECTES AYANT HIVERNÉ OU NON

Il nous a semblé intéressant de comparer la fécondité et la fertilité des femelles qui pondent sans avoir subi d'hibernation et des femelles dont la diapause a été levée par l'hibernation.

TABLEAU I

Fécondité et Fertilité

	Pourcentage des femelles ayant pondu	Délai de ponte	Nombre des oothèques	Nombre des œufs par oothèque	Intervalle entre 2 pontes	Pourcentage d'éclosion
Élevage larvaire sous photo-période décroissante (sans hibernation)	83,3	41,4	4,9		5,3	
Élevage à 16 heures (sans hibernation)	50	50	2,3	14,5		44,4
Seize heures après hibernation (récolte dans la nature)	100	7,4	5,9	17,2	3,2	88,7

L'ensemble des résultats (consignés dans le tableau I) indique que la fécondité et la fertilité sont meilleures chez les femelles dont la diapause a été levée par l'hibernation. On sait que (PICKFORD, EWEN, 1969 ; QUO FU, 1959) la copulation et les sécrétions mâles ont un effet stimulant sur la ponte. Bien que les mâles permutent régulièrement il n'est pas à exclure que certaines femelles ne soient pas fécondées, ou que le sperme soit moins fécondant, les sécrétions moins abondantes ou biochimiquement différentes tout cela pouvant agir sur la fécondité et la fertilité des femelles n'ayant pas subi d'hibernation. L'intervalle entre les pontes est probablement sous la seule dépendance de la physiologie femelle et traduit donc que celle-ci est différente selon que les femelles pondent sans ou après hibernation.

V. — DISCUSSION ET CONCLUSIONS GÉNÉRALES

A la thermopériode de 25°-20° la diapause est totale aux photopériodes de 8 h-16 h, 12 h-12 h, 16 h-8 h. Par contre à 30° les femelles pondent à 16 h-8 h, nous avons montré précédemment que la photopériode critique se situe entre 12 h-12 h et 14 h-10 h.

A 16 h-8 h 30° les femelles pondent-elles parce qu'elles n'ont pas de diapause, ou une diapause d'intensité plus faible rompue par la conjonction longue photopériode et température forte ? Le fait que les femelles qui pondent sans avoir subi d'hibernation ont une fécondité et une fertilité plus faibles que celles ayant hiverné indique que la physiologie de ces deux catégories d'insectes est différente. On peut donc considérer que les femelles pondant sans hibernation sont en fait des femelles en diapause, celle-ci étant rompue sous longue photopériode et température élevée. Nous avons montré qu'une corrélation existe entre la fraction des femelles pondant et la durée d'éclairement à laquelle celles-ci sont soumises, il en est de même avec la température. Pour un même stimulus toutes les femelles ne répondent pas (pondent ou ne pondent pas), il existe donc une hétérogénéitée du matériel traduisant le fait que toutes les femelles n'ont pas la même intensité de diapause.

L'induction de la diapause et son intensité sont donc sous le double contrôle de la photopériode et de la température. Ceci permet de rendre compte de la diapause observée dans la nature. Les insectes effectuent leur mue imaginale en septembre-octobre, c'est-à-dire à un moment où photopériode et température décroissent et se situent à un niveau où la diapause ne peut être rompue.

Si l'on considère la terminaison de la diapause des insectes hivernant dans la nature on note que celle-ci est levée progressivement. A une même date de prélèvement la fraction de femelles capable de pondre est fonction de la photopériode et de la température auxquelles sont élevés les insectes. Il est donc difficile de déterminer la date à laquelle la diapause est terminée.

Expérimentalement nous avons montré que la température optimum pour assurer le développement de diapause se situe entre la température de 8° et de 25-20°. Étant donné que par ailleurs, dès janvier, les insectes sont devenus insensibles à la photopériode (au moins à 30°) il semble donc que dans la nature le développement de diapause s'effectue au cours de l'automne (fin septembre, octobre, novembre) c'est-à-dire sous condition thermique favorable (les périodes de grand froid se situant généralement en janvier -février). Passé cette date, on est donc en droit de considérer que les insectes sont en quiescence, la reprise du développement reprenant au printemps sous photopériode et température croissantes.

Reçu pour publication en mai 1976.

SUMMARY

THE INFLUENCE OF THE PHOTOPERIOD AND OF TEMPERATURE ON SOME ASPECTS OF IMAGINAL DIAPAUSE IN THE FEMALE *TETRIX UNDULATA* (SOW,) *ORTHOPTERA, TETRIGIDAE*

The induction and subsequent intensity of the diapause are controlled by the photoperiod and by temperature.

Under natural conditions, diapause is progressive when diapause is not completely over, there is a correlation between the number of laying female, the photoperiod and the temperature.

Optimum thermal conditions for diapause development occur between 8° and 25°.

Fecundity and fertility are higher in females laying after hibernation than in females which have not hibernated prior to laying.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ANDREWARTHA H. C., 1952. Diapause in relation to ecology of insects. *Biol. Rev.*, **27**, 50-92.

CARPENTIER F., 1942. Les *Acrydium* (*Orthoptera*) de Belgique. *Bull. Mus. roy. Hist. Nat.*, **28**, 43-51.

HAIJ, B., 1909. Om de svenska Formerna av släktet *Tetrix* LATR. *Ent. Tidskr.*, **30**, 181-192.

KEITH D., KEVAN McE., 1953. The status of *Tetrix bipunctata* (LINN.) (Orthoptera ; Tetrigidae) in Britain. *Entom. Gaz.*, **4**, 205-223.

PICKFORD R., EWEN B., 1969. Mâle accessory gland substance : an egg laying stimulant in *Melanoplus sanguinipes* (F.). *Canad. J. Zool.*, **47**, 1199-1203.

PORAS M., 1973. Effet de la photopériode et de l'hibernation sur la diapause de *Tetrix undulata* (Sow.). *C. R. Acad. Sc. Paris*, **277**, 205-208.

PORAS M., 1974. Contrôle photopériodique de la diapause imaginale chez *Tetrix undulata* (sow.). *C. R. Acad. Sc.*, Paris, **278**, 1875-1878.

PORAS M., 1975. Rupture de la diapause imaginale des femelles de *Tetrix undulata* (sow.) par implantation d'un corps allate de femelle active de *Locusta migratoria*. *C. R. Acad. Sc.*, **281**, 663-665.

QUO FU., 1959. Studies on the reproduction of the oriental migratory locust : The physiological effects of castration and copulation. *Acta Ent. Sinica*, **9**, 464-475.

SICKER W., 1964. Die Abhangigkeit der Diapause von der Photoperiodizitat bei *Tetrix undulata* (Sow.) (mit Beitragen zur Biologie und Morphologie dieser Art.). *Z. Morph. Ökol. Tiere*, **54**, 107-140.

WEGLENSKI P., 1964. Cytological and genetical observations on polish species of the genus *Tetrix* LATR. *Ann. Zool.* (Warszawa), **22**, 421-436.

Ann. Zool.-Écol. anim., 1976, **8** (3), 381-388.

LA DIAPAUSE IMAGINALE CHEZ LES *COCCINELLIDAE*

G. IPERTI

Station de Zoologie et de Lutte biologique,
Centre de Recherches d'Antibes, I. N. R. A.,
06602 Antibes

RÉSUMÉ

L'expérimentation conduite au laboratoire a montré qu'il était possible de réactiver, à peu de frais, et sous certaines conditions climatiques et trophiques, des adultes en dormance récoltés dans la nature sur les sites d'estivo-hibernation. Les coccinelles ainsi réactivées pourraient être utilisées dans la lutte contre les pucerons de la strate herbacée en automne, à une époque où, normalement, elles ne se manifestent jamais. Elles réduiraient les dernières infestations de pucerons susceptibles de donner naissance aux futures pullulations du printemps suivant. La réactivation des adultes en dormance est une nécessité absolue pour qu'ils récupèrent toute leur agressivité prédatrice.

INTRODUCTION
(CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES SUR LE GROUPE)

La famille des *Coccinellidae* compte plus de 3 000 espèces recensées aujourd'hui dans le monde. En fonction de leur voltinisme et de leur aptitude à entrer en diapause on peut les classer en trois groupes :

1. les espèces strictement plurivoltines. Elle ne présentent aucune diapause et ne manifestent jamais d'arrêt de développement ; tout au plus observe-t-on des ralentissements limités de leur évolution à tous les stades de vie (*exemple : Novius cardinalis* MULS.) ;

2. les espèces à tendance plurivoltines. Elles ne présentent pas de diapause et manifestent des quiescences estivales ou hivernales au stade imaginal (*exempe : Propylea 14 punctata* L.)

3. les espèces à tendance univoltines qui présentent des diapauses au stade imaginal (*exemple : Semiadalia 11 notata* SCHN.).

Jusqu'à ce jour seules les coocinelles « exotiques » (d'origine tropicale et subtropicale) strictement plurivoltines furent utilisées dans les expériences de lutte biologique. La mise en œuvre récente de méthodes de lutte intégrée susceptibles

de faire appel à des coccinelles « indigènes » (originaires des zones tempérées) à tendance univoltines demande maintenant la prise en considération du phénomène de diapause. Et ceci pour deux raisons :

1. la faculté d'installer la diapause à volonté permet de conserver aisément des prédateurs dont l'élevage, toujours coûteux, peut s'échelonner dans le temps ;

2. l'aptitude à réactiver les adultes dans des délais connus rend possible leur utilisation permanente.

Or, chez les espèces à tendance univoltine, une manifestation comportementale spectaculaire intervient entre leur phase d'activité et celle de repos, il s'agit de l'apparition d'un vol migratoire d'amplitude et de portée variables. Pour de telles coccinelles il paraît impossible de séparer les études menées sur l'induction de la diapause de celles entreprises sur le déterminisme des migrations hypsotactiques ou microclimatiques. Dans leur période préparatoire les deux phénomènes apparaissent comme indissociablement liés. (C'est dans cet esprit que se poursuivent les recherches entreprises sur une coccinelle à tendance univoltine : *S. 11 notata*.)

I. — L'INDUCTION DE LA DIAPAUSE CHEZ *SEMIADALIA 11 NOTATA* SCHN.

S. 11 notata est une espèce migrante, grégaire qui se multiplie au printemps sur les pucerons de la strate herbacée.

Au début de l'été les adultes de 1re génération migrant vers les sommets avoisinants (à partir du 20 juin), se terrent dans des abris, entrent en diapause et vont passer jusqu'à 9 mois de l'année en état de repos avant de se réactiver et de se disperser en plaine (à partir de la fin du mois d'avril de l'année suivante). La portée de leur vol peut atteindre 10 km et son altitude environ 1 000 à 1 500 mètres.

Nombreuses sont les conditions à réaliser pour déclencher les vols migratoires de *S. 11 notata*. Elles sont d'ordre climatique, trophique et physiologique (apparemment la photopériode ne joue ici aucun rôle).

1. — *Conditions climatiques*

Les adultes de 1re génération s'envolent des basses plaines de culture lorsque les maximums de température entre 11 h et 14 h dépassent 27°C, le degré hygrométrique s'abaisse au-dessous de 50 p. 100 HR, la luminosité devient intense et le vent souffle à moins de 5 mètres par seconde. Les coccinelles atteignent le sommet attractif si les maximums de température entre 11 h et 14 h dépassent 18°C ; l'hygrométrie ne paraît pas jouer de rôle déterminant, mais le vent toujours très fort en montagne (supérieur à 15 mètres/seconde) semble commander leur atterrissage.

2. — *Conditions trophiques*

Au début de l'été les pullulations aphidiennes de la strate herbacée décroissent assez rapidement ou subsistent parfois sur des végétaux vieillisants. Or l'âge du végétal par l'intermédiaire de la proie aphidienne joue un rôle dans l'induction de

la dormance *chez S. 11 notata* (ROLLEY, HODEK, IPERTI, 1974). En outre, des expériences menées au laboratoire, sur de jeunes adultes, ont permis de préciser l'influence du facteur trophique. Une alimentation aphidienne durant 2 jours suivie d'une nourriture d'agar miellé pendant 5 jours constituent des conditions favorables à l'obtention d'une meilleure survie des imagos conservés ultérieurement au froid à 5-8°C (IPERTI, HODEK, 1974).

3. — *Conditions physiologiques*

Les femelles capables de migrer sont jeunes, âgées au plus de 2 semaines. Pendant ce laps de temps :

— elles emmagasinent un grande quantité de réserve ;

— et elles atteignent au niveau des ovaires un état avancé de la régression (ovocyte I du type « C » ou « C′ » selon les critères établis par JOLY en 1945) par absence d'alimentation en vitellus des ovocytes émis par le germarium (ROLLEY, 1972).

Certes, tous les individus d'une population de *S. 11 notata* située dans un compartiment de terrain donné, ne migrent pas simultanément. Les vols peuvent s'échelonner durant les mois de juillet et d'août. Les sommets atteints par les coccinelles seront d'autant moins élevés que la saison sera plus tardive car les isothermes en deçà desquels les prédateurs ne peuvent plus voler s'abaissent progressivement. A la limite, certains adultes de 1re génération, situés en bordure des cours d'eau où le tapis végétal demeure toujours vert, peuvent encore s'alimenter sur des infestations aphidiennes résiduelles, se rééquilibrer hydriquement et donner naissance à une 2e génération. Les coccinelles de cette dernière effectueront une migration tardive de très faible portée. Or, en dessous d'une altitude de 1 000 mètres, il s'avérera de plus en plus difficile aux *S. 11 notata* de sélectionner des abris convenables sur les sites d'estivo-hibernation. Au contraire, un champignon parasite le *Beauveria* du groupe *bassiana* trouvera des conditions de plus en plus favorables pour développer des épizooties qui entraîneront la mort d'une proportion toujours croissante de coccinelles au fur et à mesure que l'on se rapproche du niveau de la mer, empêchant ainsi la survie de l'espèce.

En résumé : la diapause ne paraît pas être obligatoire chez *S. 11 notata*. Elle semble pourtant particulièrement indispensable pour assurer la survie de l'espèce.

II. — LE DÉVELOPPEMENT DE LA DIAPAUSE CHEZ *SEMIADALIA 11 NOTATA* SCHN.

En prenant comme critère de l'intensité de la diapause, la durée de préoviposition, des expériences de réactivation menées au laboratoire (à 29°C, à 60-70 p. 100 HR, sous 18 h de photophase et en présence d'une abondante nourriture aphidienne d'*A. pisum*), à partir de *S. 11 notata* récoltées chaque quinzaine, sur un quartier d'estivo-hibernation (Arfuyens (84), 644 mètres d'altitude), depuis le début du mois de juillet jusqu'au mois de janvier, ont permis de caractériser trois phases durant le développement de la diapause :

— *la 1re phase* assez courte, s'étend jusqu'à la mi-août et permet de constater l'existence de deux lots dont l'un se réactive lentement (moyenne 27,4 j) et l'autre rapidement (moyenne 11,7 j) ;

— *la 2e phase* se prolonge de la mi-août à la mi-octobre et paraît assez homogène ; tous les insectes se réactivent environ en 16 jours ;

— *la 3e phase* s'achève au début du mois de janvier. Durant cette période le temps de préoviposition diminue graduellement jusqu'à la valeur normale de 7 à 8 jours.

Les populations naturelles de *S. 11 notata* présentent sur les quartiers d'estivo-hibernation une dormance qui inhibe leur fonction de reproduction du mois de juillet au mois d'avril de l'année suivante. Mais en fait, on peut estimer que sur les sites d'estivo-hibernation l'état de diapause cesse chez tous les adultes à partir du mois de janvier (IPERTI et HODEK, 1974).

III. — ASPECT PHÉNOLOGIQUE DE LA REPRISE DE L'ACTIVITÉ DANS LA NATURE CHEZ *S. 11 NOTATA*

Dans la nature le changement des conditions thermo-hygrométriques du printemps, au niveau des abris où les coccinelles sont au repos, constitue le facteur essentiel de leur réactivation. Comme le montre la figure 1, le relèvement des mini-

TABLEAU I

Dissection des Coccinelles réactivées (après dépôt des œufs)

Dissections du 25-IX

	Femelles (%)			Mâles (%)
	vivantes (24)		mortes (2)	vivants (12)
T. D.	Plein	91,5	—	100
	Vide	8,5	100	—
Rés.	Nulles	12,5	50	—
	Faibles	58,3	50	33
	Moyennes	16,7	—	42
	Beaucoup	12,5	—	25
Ovres	Mûre	91,5	100	33,5 Turgescent / 66,5 Non turgescent } gondes
	Régressée	4,2	—	
	Non mûre.....	4,2	—	100 Pleines / — Vides } V. S.
	actifs	91,5	100	25 %
	Non actifs	8,5	—	75 %

Tableau accompagnant la figure « Activité automnale de *S. 11 notata* réactivé » (se rapporte plus particulièrement au graphique. Nombre de Coccinelles (3 *bis*)).

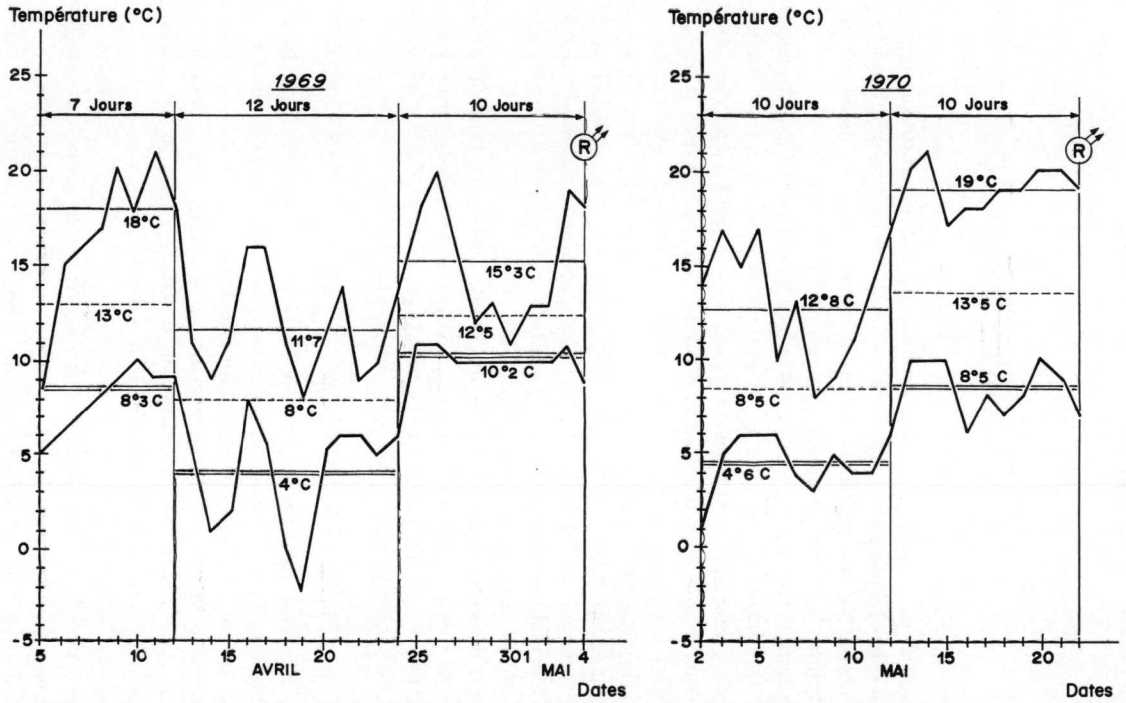

FIG. 1. — *Réactivation et départ de* S 11 notata *à Arfuyen*

mums de température au-dessus de 8,5°C, pendant une dizaine de jours, joue un rôle bien plus important que l'augmentation des maximums de température. Cela s'accompagne inévitablement, durant la journée, d'une baisse sensible, au sein des abris, du degré hygrométrique dont le niveau automnal et hivernal, proche de la saturation, tend à renforcer l'inhibition des coccinelles.

IV. — CONCLUSIONS

La possibilité de réactiver assez rapidement, au laboratoire, des adultes au repos, récoltés dans la nature à partir du 15 août, constitue une donnée très favorable, pour combattre les pullulations aphidiennes tardives pendant la première partie de l'automne (tout au moins dans le sud de l'Europe).

Encore fallait-il étayer la valeur de cette hypothèse par la preuve expérimentale.

En 1973, 50 couples de coccinelles furent récoltés à la mi-août sur un site d'estivo-hibernation, ramenés à Antibes et placés le 21 août dans des conditions de réactivation convenable (précédemment décrites au paragraphe II). La majorité des femelles (2/3) commencèrent à pondre entre le 7 et le 12 septembre. Introduites à ce moment-là dans une cage (située dans les conditions climatiques naturelles) en présence d'une population aphidienne d'*A. pisum* sur féverolles et de *M. persicae* sur germes de pomme de terre, les 35 femelles donnèrent naissance à une nouvelle génération de coccinelles composée le 25 septembre 1973 de 85 larves du 3^{e} stade, de 395 larves du 4^{e} stade et de 85 nymphes.

Sans aucun apport de pucerons, le 13 octobre 1973 on pouvait recenser dans cette enceinte la présence de 120 nouveaux adultes. Des dissections pratiquées sur les parents retirés le 25 septembre 1973 montraient l'état d'activité de 91,5 p. 100 de femelles et de seulement 25 p. 100 des mâles (voir fig. 2).

En résumé : une telle expérimentation procure de précieux enseignements :

1. Elle confirme l'aptitude à pouvoir réactiver, à peu de frais au laboratoire, et sous certaines conditions climatiques et trophiques des adultes en dormance récoltés dans la nature sur les sites d'estivo-hibernation.

2. Elle apporte la preuve d'une possible utilisation, des coccinelles ainsi réactivées, dans la lutte contre les pucerons de la strate herbacée en automne, à une époque où, normalement, cette espèce ne se manifeste jamais.

3. Elle ouvre ainsi de nouvelles perspectives dans les méthodes de lutte à promouvoir pour réduire les dernières infestations de pucerons susceptibles de donner naissance aux futures pullulations du printemps suivant.

4. Elle souligne la nécessité absolue de réactiver les adultes en dormance afin qu'ils récupèrent toute leur agressivité prédatrice.

Reçu pour publication en mai 1976.

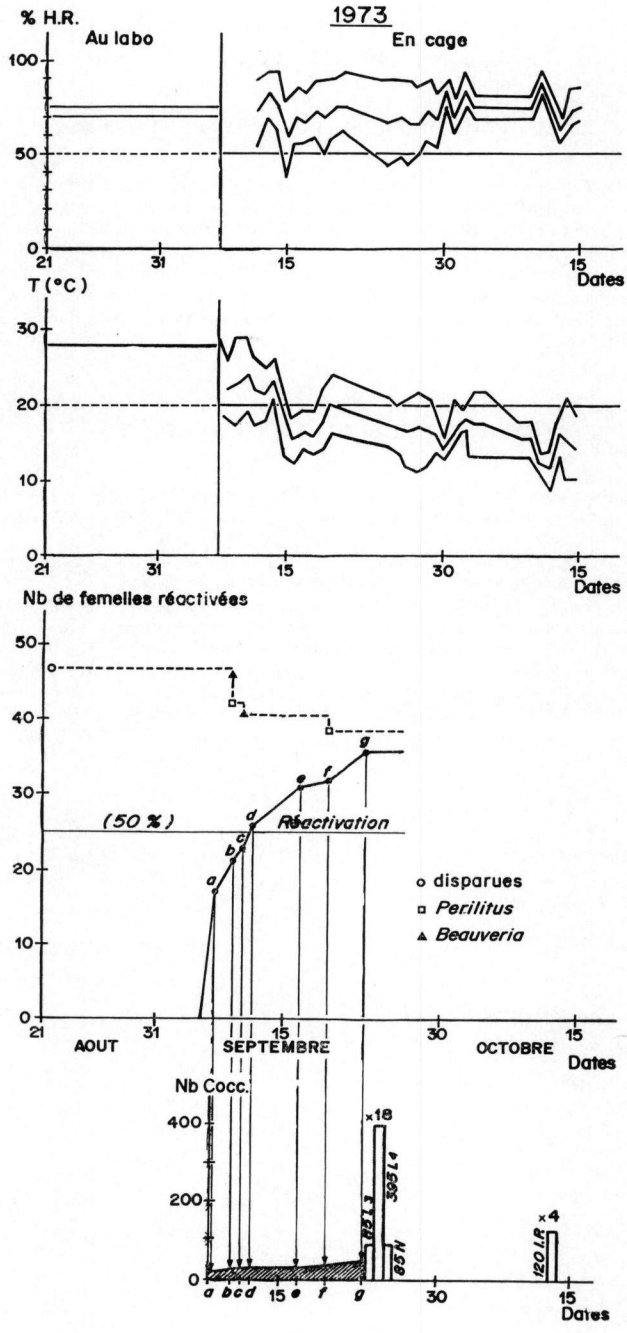

FIG. 2. — *Activité automnale de* S 11 notata *réactivé.*

SUMMARY

IMAGINAL DIAPAUSE IN THE *COCCINELLIDAE*

Experiments performed in our laboratory have shown that it is possible to inexpensively reactivate dormant adults removed from their natural summer hibernation sites, when the experiments take place under certain climatic and trophic conditions. The Coccinellidae reactivated in this manner could be used to fight plant lice in the herbaceous stratum in autumn, a period in which lady birds do not normally occur. The Coccinellidae could weaken plant lice infections likely to produce swarms of insects the following spring. The reactivation of dormant adults is an essential requirement, if they are to recover all their predatory aggressivity.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

IPERTI G., HODEK I., 1974. Induction alimentaire de la dormance imaginale chez *Semiadalia undecimnotata* SCHN. (Coleop. *Coccinellidae*) pour aider à la conservation des coccinelles élevées au laboratoire avant une utilisation ultérieure. *Ann. Zool. Écol. anim.*, **6**, 41-51.

IPERTI G., HODEK I., 1976. Développement de la diapause chez les femelles de *Semiadalia undecimnotata* SCHN. (Coleop. *Coccinellidae*). *Ann. Zool. Écol., anim.*, **8**, 17-24.

ROLLEY F., 1972. *Méthodes appropriées à l'étude de la migration d'un prédateur aphidiphage :* Adonia undecimnotata (SCHN.) *Coleop.* Coccinellidae) *et premières applications.* Thèse présentée à l'U.E.R. de Sciences naturelles de l'Université de Provence pour obtenir le grade de Docteur de spécialité, 113 p.

ROLLEY F., HODEK L., IPERTI G., 1974. Influence de la nourriture aphidienne (selon l'âge de la plante-hôte à partir de laquelle les pucerons se multiplient) sur l'induction de la dormance chez *Semiadalia undecimnotata* SCHN. (Coleop. *Coccinellidae*). *Ann. Zool. Écol. anim.*, **6**, 53-60.

Ann. Zool.-Écol. anim., 1976, **8** (3), 389-391.

QUELQUES RELATIONS EXISTANT ENTRE DIAPAUSE ET MIGRATION CHEZ *AUTOGRAPHA GAMMA* L. ET QUELQUES AUTRES ESPÈCES DE NOCTUELLES

I. NOVÀK

Institut de Protection des Plantes, Praha-Ruzyně

RÉSUMÉ

L'examen du cycle évolutif d'*Autographa gamma* et de quelques autres espèces de Noctuelles permet de considérer que la diapause et la migration sont les deux pôles d'un même système dont la conséquence écologique est identique : rendre possible la survie en saison défavorable. Le rapport entre ces modalités est très dynamique et influencé par de nombreux facteurs écologiques. Il existe des passages entre les deux phénomènes

On a montré à plusieurs reprises la migration et la diapause (hivernation ou estivation) comme des phénomènes successifs, c'est-à-dire qu'après avoir terminé leur migration les insectes commencent à hiverner ou à estiver. On peut citer l'exemple bien connu des Coccinelles, mais chez les Lépidoptères également existent des cas de ce type. Ainsi, toute la population d'*Agrotis infusa* BSD. migre dans les montagnes pour estiver, et *Danaus plexippus* L. se rassemble sur les arbres qui serviront à son hivernation.

Je voudrais présenter ces phénomènes comme alternatifs pour les membres d'une même population, présentant ainsi diapause (-dormance) ou migration.

Si nous laissons à part la fonction primaire de la migration : modalité d'extension d'une espèce dans de nouvelles localités, on peut considérer deux possibilités, pour une espèce, de survivre à la saison défavorable :

1. la migration, possibilité de se soustraire aux conditions défavorables et de continuer un développement dans une région plus favorable ;
2. la diapause, ou plutôt une sorte de dormance, considérée comme une accom-

modation rendant possible la survie de l'espèce dans la même localité, pendant la période défavorable, n'entraînant pas l'obligation d'une évasion.

Il n'y a certainement pas de raison empêchant ces deux phénomènes d'être présents dans la même population d'une espèce. Ceci est en accord avec la formation de nouvelles espèces au cours de la phylogenèse :

1. Invasion (répétée) de la population migratrice d'une espèce dans un nouveau territoire, et tendance à s'y maintenir.

2. Création d'une adaptation aux nouvelles conditions, et réalisation d'une nouvelle population partielle sédentaire qui diffère physiologiquement et écologiquement de la population partielle migratrice.

3. Isolement graduel de la population partielle et formation d'une nouvelle sous-espèce ou, enfin, d'une espèce. Cet isolement peut être favorisé par des obstacles (écologiques, géographiques, etc.) apparus pendant la phylogenèse.

Des faits observés chez *A. gamma* et dans quelques autres Noctuelles permettent de penser qu'il en est bien ainsi.

Voyons, très schématiquement, le cycle évolutif d'*Autographa gamma* en Europe centrale. Depuis longtemps on a considéré cette espèce comme migratrice ; il n'existait pas assez de preuves favorables à l'hibernation à n'importe quel stade évolutif. Quelques auteurs ont bien admis la possibilité théorique d'hibernation occasionnelle à tous les stades, — peut-être sur la base d'observations en régions tropicales et subtropicales. Inversement, d'autres auteurs n'ont pas retenu la possibilité d'une hibernation quelconque en Europe centrale. Récemment, Cayrol (1965) a montré qu'*A. gamma* peut hiverner à l'état larvaire dans le sud de la France, et Novák (1971, 1972) a prouvé l'hibernation comme obligatoire en Tchécoslovaquie : plus au nord, sous climat modéré.

Nous avons observé chez *A. gamma* en automne, dans les conditions naturelles, un comportement différent parmi des groupes particuliers de chenilles écloses vers la fin août.

Un premier groupe se développait de manière normale et produisait des adultes en octobre. Le deuxième groupe de chenilles se développait plus lentement mais, finalement, terminait son évolution en décembre (pour une température élevée, en 1961). Celles du 3e groupe se développaient très lentement et interrompaient leur développement au 3e stade ; elles ont réalisé une sorte de dormance, peut-être un type de diapause faible.

Ce comportement triple des chenilles d'*A. gamma* rappelle un peu la scission d'une population hétérogène selon des règles génétiques. Nous avons pu observer ce clivage plusieurs fois, pour des années successives, — mais les proportions de chacun des trois groupes étaient différentes d'un cas à l'autre.

Supposons qu'*A. gamma* ait atteint le second des 3 degrés cités plus haut. Il y a, alors, deux populations partielles qui se mélangent chaque année : la population méridionale migratrice et celle, autochtone, à diapause et hivernant sur place. Ces deux populations peuvent avoir le caractère de sous-espèces, ne différant pas encore morphologiquement mais séparées par leurs physiologie et écologie. Une expression plus précise serait possible après des tests génétiques. Pour l'Europe centrale, la population migratrice est plus forte que la population partielle, sédentaire, diapausante.

On peut encore observer un rapport entre migration et dormance chez *Noctua pronuba* L. (NOVÁK et SPITZER, 1972). On peut considérer cette espèce comme allant plus loin qu'*A. gamma* dans son évolution mais, dans cet exemple, la proportion des individus autochtones l'emporte et la migration ne présente, pour l'Europe centrale, qu'une exception.

Scotia ipsilon HUFN. est, évidemment, uniquement migratrice en Europe centrale ; elle n'a pas encore atteint le degré de séparation d'*A. gamma*. Mais, compte tenu de sa répartition géographique, on en connaît des populations à diapause : en Asie (GORYSHIN et ACHMEDOV, 1971).

Ainsi, on peut dire que diapause (-dormance) et migration sont les deux pôles d'un même système dont la conséquence écologique est identique : rendre possible la survie en saison défavorable. Le rapport entre ces modalités est très dynamique, et influencé par de nombreux facteurs écologiques. Il existe des passages entre les degrés schématiques.

Reçu pour publication en mai 1976.

SUMMARY

RELATIONS BETWEEN DIAPAUSE AND MIGRATION IN *AUTOGRAPHA GAMMA* L. AND VARIOUS OTHER SPECIES OF NOCTUIDS

The study of the evolution cycle of *Autographa gamma* and of other species of noctuids leads one to think that diapause and migration are the two poles of one system, with a common ecological aim : make survival possible under unfavourable conditions. The relation between these two cycles is close ; it is furthermore influenced by numerous ecological factors.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

CAYROL R., 1965. Relations existant entre les migrations et le cycle évolutif de certaines espèces de *Noctuidae* (Insectes, Lep.). *C. R. Acad. Sci.*, Paris D-**260** (20), 5373-5375.

GORYSHIN N. I., ACHMEDOV R. M., 1971. Fotoperiod i temperatura kak faktory v razvitiji sovki *Agrotis ypsilon* (*Lepidoptera, Noctuidae*). *Zool. zurn.*, **50**, 56-66.

NOVÁK I., 1971. The hibernation of the silver y-moth (*Autographa gamma* L.) (*Lepidoptera, Noctuidae*) under the climatic conditions of Central Europe. *Proc. XIIIth Intern. Congr. Entom.*, Moscow, 2-9.8/-1968, p. 533.

NOVÁK I., 1972. Hivernation de l'*Autographa gamma* L. en Europe centrale (tchéq. avec rés.). *Ochrana rostlin*, **8** (6), 305-312.

NOVÁK I., SPITZER K., 1972. The relationship between migration and diapause during phylogeny and ontogeny of some Lepidoptera. *J. Res. Lep.*, **10** (2), 181-184.

Ann. Zool.-Écol. anim., 1976, **8** (3), 393-404.

LA DIAPAUSE CHEZ *CHRYSOPA PERLA* (L.) *(NEUROPTERA CHRYSOPIDAE)*. INDUCTION ET ÉLIMINATION DANS DES CONDITIONS NATURELLES ET EXPÉRIMENTALES

M. CANARD

Laboratoire d'Entomologie II,
Université Paul Sabatier,
118, route de Narbonne,
31077 Toulouse Cedex

RÉSUMÉ

Ch. perla entre en dormance au troisième stade larvaire dans le cocon (prénymphe). On étudie l'induction et l'élimination de la diapause d'une souche sauvage dans les conditions naturelles et d'une souche sélectionnée dans les conditions du laboratoire. Chez cette dernière, ce sont les jours courts qui induisent la diapause, la photopériode critique étant comprise entre 15 : 9 et 16 : 8. Tous les stades, particulièrement le début du troisième, sont sensibles à la durée du jour, à l'exception du stade prénymphal et des deux derniers jours de la vie larvaire libre. L'intensité lumineuse minimale nécessaire pour assurer un développement sans arrêt est faible (< 5 lux).

La photopériode est sans action sur l'élimination de la diapause. La réactivation exige un passage à basse température ; elle ne peut pas se faire à 20 et à 25°C. Un stockage des prénymphes en diapause à 10°C assure une réactivation massive mais il ne doit pas excéder 5 mois au-delà desquels la mortalité devient importante. Une température de 4°C entraîne une réactivation précoce, progressive, sans mortalité notable. A 1°C et à 6°C, la population diapausante réagit plus lentement et moins complètement. A 15°C, la réactivation est tardive et partielle.

Les insectes font l'objet de nombreux travaux concernant les caractéristiques de la dormance, travaux qui portent notamment sur les facteurs écologiques de la régulation. Toutefois, les Névroptères sont dans leur ensemble peu connus de ce point de vue. C'est donc pour apporter une pièce à ce dossier que nous présentons ici les résultats de quelques observations et expériences faites sur le déclenchement et la levée de la diapause d'un prédateur aphidiphage, la Chrysope *Chrysopa perla* (L.).

MATÉRIEL

Le travail porte sur une seule espèce (*Ch. perla*), mais sur deux souches distinctes, toutes deux originaires de la région de Toulouse. L'une d'elles, dite « sauvage », est une population naturelle élevée à l'extérieur et renouvelée périodiquement dont on a défini par ailleurs les caractéristiques biologiques (CANARD, 1973 *a*). Les imagos apparaissent dans la nature fin avril ou début mai. Au cours de la première génération de printemps, le taux d'entrées en diapause spontanée est de 75 à 85 p. 100 (en juin). Cette diapause se manifeste comme chez la majorité des Chrysopides au stade « prénymphe », c'est-à-dire lorsque la larve de troisième et dernier stade a terminé sa croissance et tissé son cocon, avant tout phénomène préparatoire à la mue nymphale. Au début de l'été, on note sur la génération suivante environ 50 p. 100 d'entrées en diapause (fin juillet). Il y a par la suite une troisième génération aboutissant à une diapause quasi généralisée (fin août). En automne, quelques individus amorcent une quatrième génération qui n'aboutit généralement pas. La diapause se poursuit durant l'hiver et la réactivation des prénymphes intervient au printemps suivant.

L'autre souche, dite « de laboratoire », est issue d'une sélection ayant duré une douzaine de générations ; elle présente un taux d'entrées en diapause faible (inférieur à 5 p. 100) ou nul lorsqu'on l'élève à 20°C et sous une photopériode égale ou supérieure à 16 heures de lumière par jour. Cette souche dont le développement s'effectue en permanence à vitesse élevée est entretenue depuis plusieurs années au laboratoire.

CONDITIONS EXPÉRIMENTALES ET MÉTHODE

L'expérimentation a été conduite de deux manières différentes :

— dans la nature,
— dans les conditions contrôlées du laboratoire.

Les larves « de laboratoire » sont élevées isolément dans des tubes transparents de 20 mm de diamètre et de 36 mm de haut. Leur alimentation est constituée par un mélange de *Myzus persicae* (SULZ.) et d'*Acyrthosiphon pisum* (HARRIS) obtenus au laboratoire sur *Vicia faba* L. Les conditions de l'élevage sont les suivantes : la température est de 20 ± 1°C, l'humidité relative varie de 60 à 80 p. 100, l'éclairement a une intensité maximale de 3 000 lux environ, il est assuré par des tubes fluorescents de type Blanc industrie et Lumière du jour ; sa durée est fixée en fonction des exigences de l'expérience, la précision lors de l'allumage et de l'extinction est de ± 5 minutes.

Les cocons tissés au fond des tubes d'élevage sont récoltés au bout de deux jours, nettoyés et pesés. On ne conserve que ceux dont le poids est supérieur à 11 mg. Leur évolution ultérieure est contrôlée à la mue nymphale par l'apparition de l'exuvie larvaire visible par transparence au travers de la coque du cocon. La durée de la vie prénymphale depuis le tissage du cocon jusqu'à l'exuviation est en moyenne de 7,8 ± 0,5 jours à 20°C pour les insectes dont le développement se déroule sans diapause ; le maximum observé est de 9,0 jours. Au bout de 10 jours de vie immobile, les prénymphes restantes n'ayant pas mué sont examinées après un décapage superficiel localisé de la couche cireuse externe du cocon. Un contrôle du rythme des contractions du tube cardiaque alors visible permet de trier sans ambiguïté les prénymphes en diapause de celles malformées qui sont condamnées à une mort prochaine (CANARD et QUEINNEC, 1971).

Les données sur l'élimination de la diapause dans les conditions du laboratoire sont obtenues après stockage des cocons à des températures constantes échelonnées de 1 à 25°C. L'écart thermique dans les enceintes climatiques utilisées est dans chaque cas inférieur ou égal à ± 1°C. La réactivation des prénymphes est notée à la mue nymphale par l'observation de la dépouille larvaire. Il va de soi que la réactivation proprement dite précède ce phénomène puisqu'il faut toujours un temps minimum pour l'accomplissement de cette phase de la vie, quelle qu'en soit la vitesse de développement. On considère donc que sont *totalement réactivées* par un traitement quelconque les prénymphes dont le développement à 20°C dure au plus 9 jours ; sont considérées comme *réactivables* celles dont le développement a effectivement lieu à 20°C mais exige un temps supérieur à 9 jours ; enfin celles dont le développement ne reprend pas après retour à 20°C sont considérées comme étant encore dans la première partie de la diapause, phase non labile par insuffisance qualitative ou quantitative du traitement.

L'élimination de la diapause dans la souche « sauvage » est constatée par l'observation des mues nymphales au printemps dans les conditions naturelles, ainsi que par l'observation de ces mues lors de rentrées successives de lots de cocons au laboratoire dans les conditions climatiques déjà mentionnées de l'élevage permanent.

RÉSULTATS

A. — *Photopériodes inductrices*

C'est l'influence des jours courts qui déclenche les mécanismes amenant à la diapause les individus « de laboratoire ». Une première série d'expériences a été menée sous diverses photopériodes journalières, allant de l'obscurité à la lumière permanente. Les résultats (tabl. 1) montrent que la souche « de laboratoire » a une photopériode critique qui se situe entre 15 et 16 heures de lumière par jour.

TABLEAU I

Influence de la photopériode quotidienne exprimée en heures (lumière : obscurité) *sur le pourcentage d'entrées en diapause chez* Ch. perla (« souche de laboratoire »)

Photopériode : lumière : obscurité (en heures)	0 : 24	2 : 22	8 : 16	13 : 11	14 : 10	15 : 9	15,5 : 8,5	16 : 8	22 : 2	24 : 0
Nombre de cocons tissés	51	26	83	33	40	40	33	63	24	23
Nombre de nymphes obtenues	5	0	0	0	0	6	14	61	23	23
Diapause (%)	90	100	100	100	100	85	58	3	4	0

B. — *Stades sensibles*

Les stades sensibles à l'induction photopériodique de la diapause ont été déterminés en alternant au cours de la vie des durées de 8 heures et de 16 heures de lumière par jour. La limite de chaque étape choisie est donnée par l'éclosion, les deux exuviations larvaires et l'immobilisation avant le tissage. Les diverses combinaisons soumises aux deux types de photopériode sont notées dans le tableau 2.

On voit que la diapause ne peut s'installer qu'avant la fin du troisième stade ; en effet, l'exposition de la seule prénymphe à l'action des jours courts (condition 2) n'a aucune incidence sur le pourcentage d'entrées en diapause qui reste très bas, comme lorsque l'élevage est fait entièrement en jours longs (condition 1). Par contre, tous les autres stades ont manifesté une certaine sensibilité. Celle-ci va en croissant au cours du développement : la vie embryonnaire se déroulant en jours courts

oriente environ le quart de la population vers la diapause (condition 3) ; le premier stade, la moitié (condition 4) ; le deuxième, la presque totalité (condition 5) ; enfin le troisième stade larvaire s'avère être le plus sensible puisque à lui seul, il conditionne tout le devenir de la population (condition 6). En outre on constate qu'il y a action cumulative au cours des premiers stades : l'effet additionné du pouvoir inducteur des courtes photopériodes sur les deux premiers stades est suffisant pour déterminer irréversiblement la population vers un développement de type diapausant (condition 7).

TABLEAU 2

Pourcentage d'entrées en diapause en fonction de l'exposition des stades de développement de Ch. perla (« souche de laboratoire ») *lorsqu'ils sont soumis à diverses combinaisons de jours longs* (16 : 8) *et de jours courts* (8 : 16)

Condition expérimentale	Photopériode d'élevage en clair : jours longs (16 : 8) en grisé : jours courts (8 : 16)					Nombre de cocons tissés	Nombre de nymphes obtenues	Diapause (%)
	Œuf	St_1	St_2	St_3	PN			
1						63	61	3
2						45	44	2
3						26	19	27
4						41	20	51
5						22	2	91
6						43	0	100
7						41	0	100
8						24	0	100
9						22	0	100
10						83	0	100

C. — *Durée minimale nécessaire à l'induction de la diapause au cours du troisième stade larvaire*

On a voulu préciser pendant le troisième stade larvaire le temps minimum d'exposition aux courtes photopériodes qui est nécessaire à l'induction de la diapause. On sait que *Ch. perla* est un prédateur à développement relativement rapide et que le troisième stade dure en moyenne 4,4 ± 0,4 jours à 20°C, allant toutefois de 3,5 à plus de 6 jours lorsque la nourriture est adéquate (CANARD, 1973 *b*).

Dans une première série d'expériences, des larves de troisième stade sont transférées de jours longs (16 : 8) en jours courts (8 : 16) entre 0 et 15 heures après leur mue. Elles sont remises en jours longs après un ou plusieurs cycles de photopériodes diapausantes. Si le passage en jours courts porte sur un cycle, 39 p. 100 des larves entrent ultérieurement en diapause (41 cocons, 16 prénymphes en diapause) ; s'il

comporte un cycle et demi (c'est-à-dire une nuit longue encadrée par deux jours courts), on obtient 25 prénymphes en diapause sur un total de 43 cocons, soit 58 p. 100 de la population. Deux cycles de jours courts donnent un résultat analogue : 12 prénymphes en diapause pour 22 cocons, soit 54 p. 100. Les témoins subissant 3 cycles de jours courts donnent 100 p. 100 de diapause (sur 30 cocons) et le témoin vivant en jours longs donne 1 prénymphe en diapause pour 30 cocons, soit 3 p. 100.

Des larves de troisième stade élevées sous photopériodes longues sont prélevées à des temps variables après la mue et transférées sous photopériodes courtes jusqu'à tissage du cocon. Les résultats (tabl. 3) sont décomptés rétrospectivement par classes de un jour en prenant comme temps initial le début du tissage du cocon. Ils montrent que l'induction de la diapause n'est pratiquement plus possible pendant les deux derniers jours de la vie larvaire libre.

TABLEAU 3

Pourcentage d'entrées en diapause en fonction de la durée de l'exposition aux courtes photopériodes (8 : 16) *des larves de troisième stade de* Ch. perla (« souche de laboratoire ») *précédemment élevée sous photopériodes longues*

Durée séparant le transfert aux courtes photopériodes du tissage du cocon (en jours)	1 à 2	2 à 3	3 à 4	4 à 5	5 à 6	> 6
Nombre de cocons tissés	11	19	24	10	3	4
Nombre de nymphes obtenues .	10	15	11	0	0	0
Diapause (%)	9	21	54	100	100	100

D. — *Intensité lumineuse minimale nécessaire à l'induction de la diapause*

Quatre lots de 30 larves sont élevés dans des conditions telles que l'intensité lumineuse enregistrée au niveau des insectes est :

— supérieure à 2 500 lux dans le premier cas ;

— de 1 000 lux environ pour le deuxième ;

— de 50 lux environ pour le troisième ;

— et compris entre 2 et 5 lux pour le dernier. On ne constate dans ces quatre types d'élevage aucune différence significative dans les pourcentages d'entrées en diapause.

E. — *Réactivation dans les conditions naturelles*

On note les premières mues nymphales de la souche « sauvage » suivant les années entre la fin mars et le 15 avril. Elles s'échelonnent ensuite jusqu'aux derniers jours de mai, date à laquelle les larves hivernantes ont toutes été réactivées ou ne le seront plus (sauf exceptions).

Lors des expériences préliminaires sur la réactivation des prénymphes (CANARD, 1973 *a*), les cocons ont été conservés dans des boîtes en plastique transparent et entreposés dans un abri extérieur afin de ne pas influer sur les éventuels effets de la photopériode et de la thermopériode. Dans de telles conditions, on a vu que la

réactivation printanière n'est jamais totale : 23 p. 100 des prénymphes comptées par rapport à celles qui sont vivantes à la fin de l'hiver (prélèvement du 1er mars) ne manifestent aucune évolution morphogénétique. Certes quelques mues nymphales (0,7 p. 100) ont lieu au début de l'été ; mais par la suite les prénymphes restées en diapause prolongée meurent les unes après les autres sans qu'aucune atteigne le printemps de l'année suivante.

Les conditions imposées pendant cette hibernation, notamment la faible humidité relative régnant dans les boîtes de stockage, laissent penser qu'une hydratation convenable des cocons permettrait d'obtenir une évolution synchrone des prénymphes au printemps. Aussi au cours de l'hiver suivant, 171 cocons contenant des prénymphes en diapause sont conservés sous l'abri extérieur dans des boîtes en plastique grillagées sur les deux faces supérieure et inférieure. Ces boîtes sont légèrement enterrées dans un mélange de sable et de terre franche maintenu humide sans toutefois qu'il y ait d'eau libre au contact des cocons. La réactivation de la quasi-totalité des prénymphes s'effectue alors dès le premier hiver : 4,5 p. 100 seulement de la population vivante en fin d'hiver restent en diapause prolongée. Les mues nymphales et les mues imaginales apparaissent à quelques jours près aux mêmes dates que précédemment. On obtient un nombre d'imagos bien constitués nettement supérieur (63 contre 51 p. 100). La mortalité préimaginale est voisine dans les deux cas : 35 p. 100 à sec et 39 p. 100 dans le sol. Leur répartition dans le temps est quelque peu différente : dans le premier cas, elle se répartit régulièrement entre les phases de diapause, de réactivation et au-delà ; dans le deuxième mode d'hibernation, elle est maximum lors du début de la réactivation. Les prénymphes sont alors sujettes à mycoses sans que l'on puisse dire si les champignons sont la cause ou la conséquence d'une faiblesse entraînant la mort à ce stade.

F. — *Réactivation précoce : date de fin de diapause*

La température du printemps, et notamment les minimums nocturnes, ne permet pas un développement continu et régulier des prénymphes réactivées. Afin de déterminer la date à laquelle ces dernières sont en quiescence ou en développement

TABLEAU 4

Réactivation précoce des prénymphes en diapause de Ch. perla (« souche sauvage ») *en fonction de la date de rentrée au laboratoire à 20°C. Le pourcentage calculé représente la proportion de nymphes obtenues par rapport au nombre de nymphes que l'on peut espérer obtenir* (mortalité et diapause prolongée déduites)

Date de rentrée au laboratoire	Nombre de prénymphes	Nombre de mues nymphales	Délai (en jours)	Pourcentage de la population initiale	Pourcentage calculé
15-1	50	0	—	0	0
30-1	50	3	20 à 25	6	10
20-2	20	8	11 à 18	40	68
2-3	20	9	11 à 18	45	76
15-3	25	16	7 à 10	64	108

ralenti, on a transféré au laboratoire à des dates échelonnées des lots de cocons que l'on met ensuite à 20°C. 165 cocons, tous tissés en juillet et entreposés à sec sont ainsi traités en 5 lots. Les résultats sont notés dans le tableau 4. La dernière colonne représente le pourcentage des nymphes obtenues comparé à l'ensemble des nymphes que l'on peut espérer obtenir en fonction du mode de stockage, mortalité et diapause prolongée déduites, c'est-à-dire 59 p. 100 de la population initiale. On voit ainsi que la population de prénymphes hivernantes est réactivable à partir de fin janvier mais que la sortie totale de diapause est plus tardive (à compter de début mars) et précède de peu les premières mues nymphales dans la nature.

G. — *Action de la photopériode*

Toutes les expériences de réactivation précoce ont été menées par fractions dans trois conditions lumineuses différentes : en jours longs, en jours courts ou à l'obscurité totale. Elles ont toutes donné des résultats identiques. Donc on peut dire que dans les conditions thermiques de l'expérimentation (20°C) la lumière n'est pas un facteur de réactivation, pas plus qu'un facteur d'inhibition ou d'accélération de celle-ci. En outre, la sortie des nymphes mobiles et la mue imaginale s'effectuent normalement en l'absence de toute lumière.

H. — *Réactivation au laboratoire*

Trois cent quatre-vingt-quatre prénymphes « de laboratoire » dont la diapause a été induite par un élevage en jours courts sont réparties en lots de 12. Ces lots, constituants une première série, sont entreposés à diverses températures inférieures à la température d'élevage, soit 1, 4, 6, 10 et 15°C ; ils sont ressortis un par un de chaque condition thermique de stockage chaque mois, depuis la fin du premier jusqu'à la fin du sixième mois. Ils sont alors remis dans les conditions de l'élevage permanent (20°C). Une deuxième série constituée de 60 cocons est stockée sans changement à une température constante de 20°C et une troisième série, également de 60 cocons, est conservée de même à 25°C. On note dans chaque cas :

— le nombre de nymphes obtenues ;
— la durée de la période qui précède cette mue comptée à partir du retour à 20°C ;
— le nombre de prénymphes mortes ;
— et, lorsque c'est possible, l'état de réactivation de ces prénymphes mortes, c'est-à-dire l'éventuelle apparition des caractères nymphaux (notamment les yeux) sous la cuticule larvaire.

La mortalité est faible pour l'ensemble des lots de la première série : elle atteint 15 prénymphes (soit 3,9 p. 100). Les résultats sont résumés dans la figure 1.

La température la plus basse (1°C) ne laisse aucune possibilité de réactivation avant la fin du troisième mois de séjour, date à laquelle elle apparaît. Elle est ensuite progressive et c'est à 4,5 mois que la moitié de la population primitive a subi l'effet du traitement. Au cinquième mois seulement, les prénymphes sont totalement réactivées et elles le sont dans leur majorité. Toutefois, arrivées à ce stade, elles ne poursuivent pas leur évolution morphogénétique : la durée minimum séparant le retour à 20°C de l'exuviation nymphale ne change pas ultérieurement. Par contre,

la mortalité qui jusqu'alors était faible ou nulle suivant les lots devient brusquement importante au cours du sixième mois : elle atteint 58 p. 100 des prénymphes restant en fin d'expérience. Les prénymphes réactivées ont donc une mauvaise tolérance aux températures voisines de 0°C.

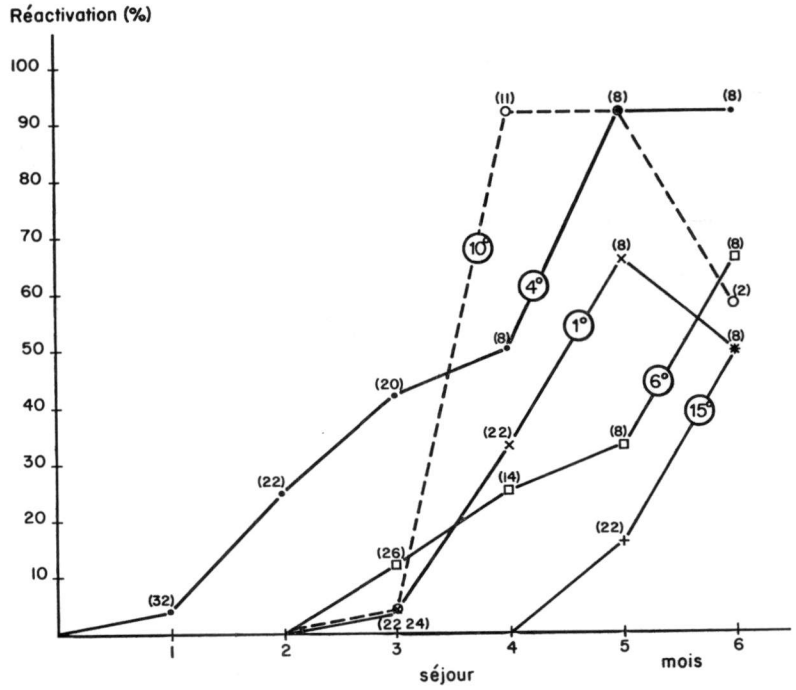

FIG. 1. — *Pourcentage de prénymphes de* Ch. perla (souche « de laboratoire ») *réactivées à basses températures et ultérieurement réactivables à 20°C après un séjour exprimé en mois à diverses températures par rapport à l'ensemble de la population traitée.*

Entre parenthèses, la durée minimale en jours de la vie prénymphale à 20°C après séjour au froid.

Lorsqu'on entrepose les cocons à 4°C, on assiste à une accélération notable des phénomènes. Les mues nymphales sont possibles dès qu'il y a eu 1 mois de refroidissement. Certes elles ne concernent que quelques individus et exigent par la suite un temps d'évolution à 20°C très long, supérieur à 1 mois. Puis à l'issue des deuxième et troisième mois de traitement, la proportion des prénymphes réactivables augmente régulièrement. Elle atteint 50 p. 100 du lot après 4 mois et c'est alors que les plus précoces (8 p. 100 du lot) sont totalement réactivées. De toutes les conditions thermiques utilisées, c'est celle qui donne l'élimination la plus rapide de la diapause. Par la suite, la proportion d'individus réagissant augmente, atteint 92 p. 100 après 5 mois puis reste stationnaire. Les prénymphes réactivées n'évoluent pas, mais restent vivantes, en attente ; la mortalité qui élimine quelques cocons en diapause au cours du troisième mois est nulle par la suite.

A 6°C les choses sont peu différentes de ce que l'on a constaté à 4°C si ce n'est que tout apparaît plus tardivement : début de possibilité de réactivation après 3 mois, réactivation complète à partir de 5 mois et réaction de la moitié de la popu-

lation à 5,5 mois. Aucune prénymphe ne meurt durant l'expérience pour l'ensemble des lots soumis à cette température.

A 10°C, les prénymphes en diapause réagissent au traitement d'une manière peu précoce : après 3 mois. La population fait preuve d'une grande homogénéité puisque au cours du mois suivant, la quasi-totalité sort de diapause; mais c'est à l'issue du cinquième mois de traitement (comme à 6°C) que les prénymphes commencent à être totalement réactivées. Durant le sixième mois, leur évolution morphogénétique continue lentement. L'expérience prolongée au-delà du sixième mois a d'ailleurs permis d'obtenir les premières mues nymphales sans retour à 20C° à la première semaine du septième mois; mais les émergences à cette basse température restent exceptionnelles et problématiques. La mort intervient le plus souvent à un stade très proche de l'exuviation et a touché 25 p. 100 des prénymphes du dernier lot remis à 20°C.

A 15°C, on assiste à une élimination très tardive de la diapause. La réactivation est impossible avant la fin du cinquième mois de séjour ; elle n'est complète qu'à la fin du sixième mois et ne concerne encore que 12 p. 100 des cocons de ce lot. Au-delà, le déroulement est de même type que celui qu'on a enregistré à 10°C, à savoir :

— évolution vers la nymphose de la part des prénymphes totalement réactivées ;
— possibilité pour certaines d'entre elles d'effectuer la mue nymphale sans retour à 20°C dès le milieu du septième mois ;
— mort lors ou près de l'exuviation pour les autres.

Toutefois, il reste encore 16 p. 100 des prénymphes n'ayant pas la possibilité d'éliminer leur diapause après 6 mois de cette température.

Enfin, les cocons stockés à 20 et 25°C qui ne sont pas changés de température ne donnent lieu à aucune réactivation spontanée dans les 6 mois que dure l'expérience. Il faut noter qu'elle n'est pourtant pas strictement impossible car on a obtenu 2 imagos normalement constitués au cours des douzième et treizième mois de conservation à 20°C.

DISCUSSION

Dans leur étude récapitulative sur la biologie des Névroptères, ASPÖCK et ASPÖCK (1964) attribuent à la majorité des Chrysopides une hibernation à l'état de prénymphe dans le cocon ; quelques espèces cependant subsistent en larves mobiles de troisième stade ou en imagos. En outre on sait qu'on peut avoir passage de la saison froide pour *Italochrysa italica* (ROSSI) sous forme de larve du deuxième stade et pour *Hypochrysa pernobilis* TJ. sous forme de nymphe dans le cocon (PRINCIPI et CASTELLARI, 1970).

Les données expérimentales sur le déclenchement et l'élimination de la diapause des Névroptères sont peu nombreuses. Elles concernent principalement la Chrysope la plus fréquente, hivernant au stade adulte : *Ch. carnea* STEPHENS (= *vulgaris* SCHN., = *californica* COQ., = *plorabunda* FITCH, = *mohave* BANKS). Cette espèce a été étudiée soit au laboratoire, soit dans la nature, notamment par MCLEOD (1967), TAUBER et TAUBER (1969 et suivantes), TAUBER et coll. (1970 *a*, 1970 *b*), KOWALSAK (1971), HONEK (1973) HONĚK et HODEK (1973).

On connaît en outre les mécanismes de régulation de la diapause chez des espèces biologiquement voisines comme *Ch. downesi* BANKS (McLEOD, 1967) et *Ch. harrisii* FITCH (TAUBER et TAUBER, 1974). Parmi les nombreuses espèces présentant une diapause prénymphale, seules ont été étudiées une espèce indéterminée de *Chrysopa* (DANILEVSKY, 1961) et les espèces américaines *Ch. oculata* SAY (PROPP et coll., 1969) et *Ch. nigricornis* BURM. (TAUBER et TAUBER, 1972 *b*).

Quel que soit le stade de repos, tous les auteurs reconnaissent le rôle prépondérant, voire unique, des courtes photopériodes dans l'induction des diverses diapauses lorsque celles-ci se manifestent pendant l'hiver. *Ch. perla* ne fait pas exception et présente une *eudiapause* au sens de Müller (MÜLLER, 1970 ; THIELE, 1973). Néanmoins il faut noter qu'il y a une part considérable de la population « sauvage » ayant une diapause dès la première génération de printemps, c'est-à-dire une dormance de type *parapause* de Müller ; cette diapause dite obligatoire dépend de conditions de déclenchement qui sont réalisées en jours longs et qui nous échappent. Ceci paraît être un cas fréquent chez les Chrysopes paléarctiques qualifiées de polyvoltines facultatives, comme *Ch. formosa* BRAUER, ou même de quasi-monovoltines comme *Ch. viridana* SCHN. (PRINCIPI et CASTELLARI, 1970).

La photopériode critique chez *Ch. perla* est relativement longue, ce qui laisse supposer une origine assez septentrionale des souches étudiées et explique leur disparition presque totale en fin d'été. Elle est nettement plus longue que celles qui ont été déterminées par ailleurs. En effet, elle est de 13 : 11 environ pour *Ch. oculata* (PROPP et coll., 1969) ainsi que pour *Ch. nigricornis* (TAUBER et TAUBER, 1972 *b*) ; elle varie entre 12,5 : 11,5 et 14,5 : 9,5 suivant l'origine géographique des souches de *Ch. carnea* en Amérique du Nord (TAUBER et TAUBER, 1972 *a*). Toutefois il faut mentionner qu'une comparaison de ces chiffres doit être avancée avec prudence, les autres conditions expérimentales étant différentes : ainsi la température d'élevage que nous avons utilisée est de 20°C, alors qu'elle est de 24°C dans les autres cas. Or on sait qu'une élévation de la température peut diminuer la photopériode critique (DANILEVSKY et coll., 1970).

Ch. perla a montré une grande sensibilité aux jours courts, puisque à la limite quelques cycles de 8 : 16 suffisent à conditionner l'entrée en diapause. Les autres espèces connues doivent subir les jours courts pendant une plus longue durée : pour *Ch. nigricornis*, il faut que l'ensemble des trois stades larvaires mobiles vivent sous une photopériode diapausante alors que un ou deux stades consécutifs induisent une diapause dans la population testée à un taux faible ou nul (TAUBER et TAUBER, 1972 *b*). Chez *Ch. oculata*, c'est l'ensemble des deux derniers stades qui importe (PROPP et coll., 1969). Mais là encore, il faut rappeler que les conditions lumineuses que nous avons employées (8 : 16) sont plus fortement diapausantes que celles qu'emploient les auteurs américains (12 : 12) ; elles peuvent de ce fait ne nécessiter qu'un temps d'exposition plus bref. Néanmoins, on constate que dans tous les cas la prénymphe est insensible, car déjà antérieurement déterminée pour un type de développement. Les modifications métaboliques consécutives à l'induction de la diapause apparaissent d'ailleurs très tôt, comme le ralentissement du rythme des contractions cardiaques visible dès le quatrième jour suivant le début du tissage du cocon (CANARD et QUEINNEC, 1971).

Chez *Ch. carnea* le maximum de sensibilité à l'induction se situe aux stades prénymphes ou nymphe (TAUBER et TAUBER, 1970), éventuellement jeune imago

(KOWALSKA, 1971). Chez cette espèce tous les stades sont plus ou moins sensibles et les diverses combinaisons de photopériodes ainsi que les effets cumulés peuvent donner lieu à des degrés divers de l'intensité de la diapause ovarienne évaluée en durée de préoviposition. Enfin chez *Ch. harrisii* ce sont les jeunes imagos qui montrent le maximum de sensibilité (TAUBER et TAUBER, 1974).

La réactivation est chez *Ch. perla* indépendante de la photopériode et elle ne peut avoir lieu spontanément. Par ces deux caractéristiques, elle diffère de ce que l'on a trouvé chez les autres espèces étudiées. Toutes sont rapidement réactivées si elles sont soumises à une longue photopériode et leur réactivation spontanée a lieu entre 2 et 4 mois pour *Ch. oculata* (PROPP et coll., 1969) ou en 4,5 mois pour *Ch. nigricornis* (TAUBER et TAUBER, 1972 *b*). Par contre, *Ch. perla* a une diapause d'un type plus banal pour un insecte de zone tempérée, exigeant les basses températures de l'hiver pour reprendre son développement au printemps. Ce sont les températures voisines de 4°C qui donnent le meilleur rendement, tant sur le plan quantitatif (vitesse de réactivation, mortalité réduite pendant la diapause et en post-diapause) que sur le plan quantitatif.

Reçu pour publication en mai 1976.

SUMMARY

DIAPAUSE IN *CHRYSOPA PERLA* (L.) (NEUROPTERA, CHRYSOPIDAE). INDUCTION AND TERMINATION UNDER NATURAL AND EXPERIMENTAL CONDITIONS

Ch. perla exhibits diapause during the third instar within the cocoon. We studied :

— a natural strain (« wild strain »),
— a selected strain (« laboratory strain ») which has a low rate of diapause (0 to 5 p. 100) when reared under long-day light conditions (LD 16 : 8) at 20°C.

In the « wild strain », the spring brood (June) gives 75 to 85 p. 100 diapause ; the first summer brood (late July), 50 p. 100 ; the second summer brood (late August), 100 p. 100. The synchronized termination of diapause takes place the next spring : larval-pupal ecdysis occurs starting late March or early April. When overwintering is displayed in dry vials, 23 p. 100 of prepupae undergo a prolonged diapause. This rate decreases until the figure of 4.5 p. 100 is reached, when overwintering vials are buried in the ground. Transferring prepupae into the laboratory at various times (table 4) indicates that prepupae can be reactivated (prepupal stage $>$ 9 days) from late January and fully reactivated (prepupal stage $\leqslant$ 9 days) from early March.

The « laboratory strain » has a diapause when exposed to short-day and the critical photoperiod is between LD 15 : 9 and LD 16 : 8 (table 1). The egg and all the larval instars are $\pm$ sensitive to the length of the day. The sensitivity increases during development ; it is finest early in the third instar (table 2). However, it disappears in the two days before cocoon spinning (table 3). The prepupal stage is not sensitive to diapause-inducing photoperiods. Illumination for larva development without diapause is weak (less than 5 lux).

Diapause is not eliminated spontaneously at 20 and 25°C. The completion requires time under cold temperature conditions for resumption of the process (fig. 1). When stored at 15°C, elimination is late (5 months) ; it is full after 6 months, when it relates to 50 p. 100 of the population. If storage is carried out at 10°C, elimination begins after 3 months ; it is full after 5 months, when it relates to 92 p. 100 of the population. At this point, 25 p. 100 of the population dies off. When the storage temperature is 6°C, elimination begins after 3 months ; it is full after 5 months, when it relates to 2/3 of the population. After storage at 4°C, the first elimination is fast ; it is full after 4 months, when it is important and occurs without mortality. Under the lowest storage temperature, 1°C, elimination begins after 3 months ; it is full after 5 months, but after this time, mortality greatly increases till 58 p. 100 of the population dies off in the 6th month.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ASPÖCK H., ASPÖCK U., 1964. Synopsis der Systematic, Ökologie und Biogeographie der Neuropteren Mitteleuropas im Spiegel der Neuropteren-Fauna von Linz und Oberösterreich, sowie Bestimmungsschlussel für die mitteleuropäischen Neuropteren. *Naturk. Jahrb. Linz*, 128-282.

CANARD M., 1973 *a*. Voltinisme, diapause et sex-ratio de *Chrysopa perla* (L.) (Neuroptera, Chrysopidae) dans le sud-ouest. *Ann. Zool. Écol. anim.*, **5**, 29-37.

CANARD M., 1973 *b*. *Influence de l'alimentation sur le développement, la fécondité et la fertilité d'un prédateur aphidiphage* : Chrysopa perla (L.) (*Neuroptera, Chrysopidae*). Thèse Doc. Sc. nat., Toulouse, **547**, 1-175.

CANARD M., QUEINNEC Y., 1971. Modifications du rythme cardiaque au cours de la diapause de *Chrysopa perla* (L.) (Insectes, Névroptères). *C. R. Acad. Sci.*, Paris, **273**, 1960-1963.

DANILEVSKY A. S., 1961. *Photoperiodism and seasonal development of insects*. (Trad. anglaise Oliver et Boyd, Londres, 1965).

DANILEVSKY A. S., GORYSHIN N. I., TYSHCHENKO V. P., 1970. Biological rhythms in terrestrial arthropods. *Annu. Rev. Entomol.*, **15**, 201-244.

HONĚK A., 1973. Relationship of colour changes and diapause in natural populations of *Chrysopa carnea* STEPH. (Neuroptera, Chrysopidae). *Acta entomol. bohemoslov.*, **70**, 254-258.

HONĚK A., HODEK I., 1973. Diapause of *Chrysopa carnea* (Chrysopidae, Neuroptera) females in the field. *Věstník Čs. spol. zool.*, **37**, 95-100.

KOWALSKA T., 1971. The effect of environmental factors on the life cycle of *Chrysopa carnea* STEPH (Neuroptera, Chrysopidae). *Ekol. Pol.*, **19**, 387-400.

MCLEOD E. G., 1967. Experimental induction and elimination of adult diapause and autumnal coloration in *Chrysopa carnea* (Neuroptera). *J. Insect Physiol.*, **13**, 1343-1350.

MÜLLER H. J., 1970. Formen der Dormanz bei Insekten. *Nov. Acta leopol.*, **35**, 7-27.

PRINCIPI M. M., CASTELLARI P. L., 1970. Ibernamento e diapausa in alcune specie di Crisopidi (Insecta, Neuroptera) viventi in Italia. *Atti Acad. Sci. Ist.*, Bologna, **7**, 75-83.

PROPP G. D., TAUBER M. J., TAUBER C. A., 1969. Diapause in the Neuropteran *Chrysopa oculata*. *J. Insect Physiol.*, **15**, 1749-1757.

TAUBER M. J., TAUBER C. A., 1969. Diapause in *Chrysopa carnea* (Neuroptera, Chrysopidae). I. Effect of photoperiod on reproductively active adults. *Can. Entomol.*, **101**, 364-370.

TAUBER M. J., TAUBER C. A., 1970. Adult diapause in *Chrysopa carnea* : stages sensitive to photoperiodic induction. *J. Insect Physiol.*, **16**, 2075-2080.

TAUBER M. J., TAUBER C. A., 1972 *a*. Geographic variation in critical photoperiod and in diapause intensity of *Chrysopa carnea* (Neuroptera). *J. Insect Physiol.*, **18**, 25-29.

TAUBER M. J., TAUBER C. A., 1972 *b*. Larval diapause in *Chrysopa nigricornis* : sensitive stages, critical photoperiod and termination (Neuroptera, Chrysopidae). *Entomol. exp. appl.*, **15**, 105-111.

TAUBER M. J., TAUBER C. A., 1973 *a*. Nutritional and photoperiodic control of the seasonal reproductive cycle in *Chrysopa mohave* (Neuroptera). *J. Insect Physiol.*, **19**, 729-736.

TAUBER M. J., TAUBER C. A., 1973 *b*. Seasonal regulation of dormancy in *Chrysopa carnea* (Neuroptera). *J. Insect Physiol.*, **19**, 1455-1463.

TAUBER M. J., TAUBER C. A., 1974. Thermal accumulations, diapause, and oviposition in conifer-inhabiting predator, *Chrysopa harrisii* (Neuroptera). *Can. Entomol.*, **106**, 969-978.

TAUBER M. J., TAUBER C. A., DENYS C. J., 1970 *a*. Diapause in *Chrysopa carnea* (Neuroptera, Chrysopidae). II. Maintenance by photoperiod. *Can. Entomol.*, **102**, 474-478.

TAUBER M. J., TAUBER C. A., DENYS C. J., 1970 *b*. Adult diapause in *Chrysopa carnea* : photoperiodic control of duration and colour. *J. Insect Physiol.*, **16**, 949-955.

THIELE H. U., 1973. Remarks about MANSINGH's and MÜLLER's classifications of dormancies in insects. *Can. Entomol.*, **105**, 925-928.

Ann. Zool.-Écol. anim., 1976, **8** (3), 405-409.

MODIFICATION DE LA SENSIBILITÉ A LA PHOTOPÉRIODE AU COURS DE LA DIAPAUSE ET APRÈS POUR TROIS ESPÈCES D'INSECTES

I. HODEK

Institut d'Entomologie,
Académie tchécoslovaque des Sciences,
Viničná 7, 128 00 Prague 2

RÉSUMÉ

La modification de la sensibilité à la photopériode au cours de la diapause et après celle-ci a été étudiée chez *Aelia acuminata*, *Coccinella septempunctata* et *Pyrrhocoris apterus*. Chez les deux premières espèces on constate que la sensibilité à la photopériode se rétablit très rapidement après la diapause alors qu'elle reste faible chez *P. apterus*.

SENSIBILITÉ APRÈS LA DIAPAUSE

On a constaté que chez beaucoup d'insectes la diapause peut être influencée par la photopériode. Dans de tels cas, on a supposé (p. ex. WILLIAMS 1969) chez *Antherea pernyi* et *Hyalophora cecropia*, et DE WILDE (1969) chez *Leptinotarsa decemlineata*) qu'après la fin de la diapause l'insecte n'est plus sensible à la photopériode qui avait été défavorable, c'est-à-dire qui avait induit la diapause.

Pour cette raison, nous avons employé la réponse à une courte photopériode comme un des critères de l'état du développement de diapause dans une population de *Pyrrhocoris apterus* (HODEK, 1971 *b*). Une situation identique a été trouvée par PORAS (1973) chez *Tetrix undulata*. Conformément à ces résultats, on pourrait déduire un certain modèle des modifications de sensibilité à la photopériode (fig. 1 A).

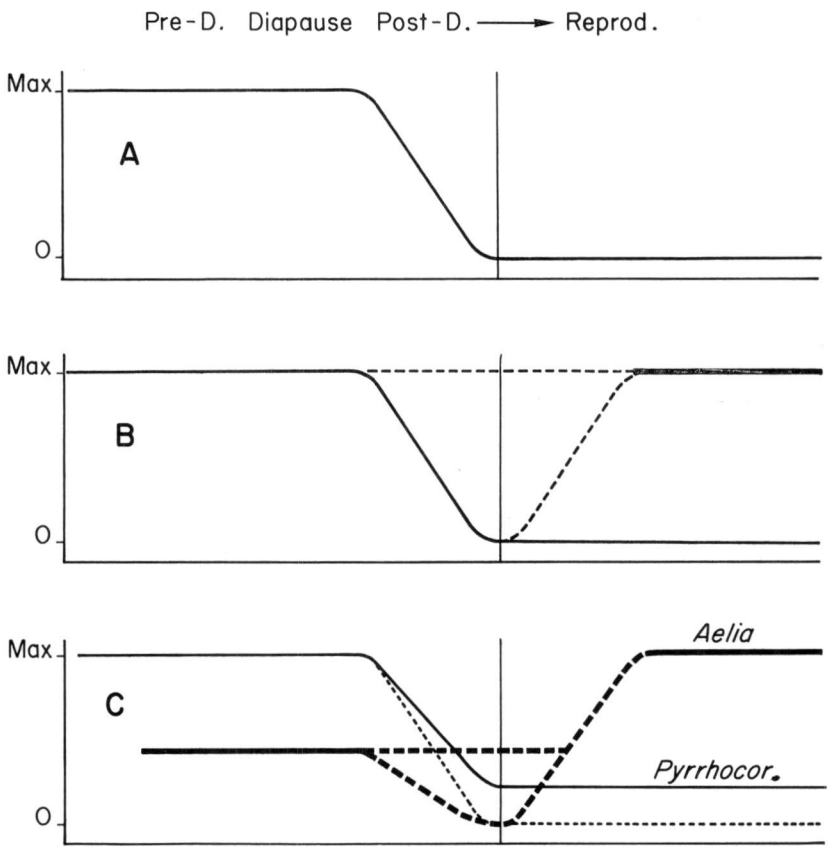

FIG. 1. — *Schéma des possibilités de modifications de la sensibilité photopériodique d'Insectes à diapause imaginale*
(ordonnée : intensité de la sensibilité, abscisse : temps)

A : Hypothèse classique : perte de sensibilité après la fin de diapause.
B : Maintien ou reprise de la sensibilité photopériodique, rendant possible l'induction d'une seconde diapause.
C : Faible sensibilité en cours de diapause chez les espèces (*Aelia*) sensibles à la photopériode après la diapause. (Ligne pointillée épaisse : non vérifiée expérimentalement).

Aelia

En contradiction avec ce modèle, nous avons constaté chez *Aelia acuminata* (HODEK, 1971 *a*) une sensibilité à la photopériode au commencement de l'activité printanière des adultes, après la diapause. Lorsqu'on transfère au laboratoire, sous une photophase courte de 12 h, des punaises ramassées le 20 mai (alors que la photophase naturelle est de 17 h), on constate qu'elles cessent de pondre après 2-3 semaines.

Coccinella

Chez *Coccinella septempunctata*, nous avons obtenu un résultat analogue à celui signalé chez *Aelia* (HODEK, IPERTI et ROLLEY, 1975) : les Coccinelles, réactivées le 23 mars par le transfert des lieux d'hibernation au laboratoire sous photophase

de 18 h, ont été placées sous la photophase de 12 h. Les 3 premières semaines, toutes les femelles ont pondu, — mais avec une fécondité réduite de moitié. Après le 20e jour, le nombre des femelles qui pondent passe à moins de 50 p. 100 et, après 30 jours, toutes les femelles cessent de pondre.

Il semble, par conséquent, évident qu'au moins chez *Aelia acuminata* et *Coccinelle septempuncta* la sensibilité à la photopériode se maintient ou se rétablit rapidement après la fin de la diapause (fig. 1 B). L'existence de ce mécanisme n'a, en principe, rien de singulier : il est nécessaire pour induire la seconde diapause chez le même individu. Ce qui est singulier est le fait qu'une telle sensibilité existe si tôt au début de la vie active. Cette prompte reprise de sensibilité photopériodique ne gêne pas les espèces qui commencent leur reproduction tardivement au printemps, quand la photophase est déjà assez longue. Corrélativement avec ce point, le développement ontogénétique est plus rapide. Cela concerne les deux espèces *A. acuminata* et *C. septempunctata* qui, en Tchécoslovaquie, commencent à pondre à la mi-mai ou, plus souvent, à la fin de ce mois : quand les photophases ont atteint 16 h 40 ou 17 h 30.

Pyrrhocoris

Opposé à ceci, se trouve le cas *Pyrrhocoris apterus*, chez lequel on a trouvé, au printemps, une sensibilité assez faible à la photopériode. Pour des punaises transférées de la nature à la mi-avril, l'effet de la photophase 12 h ne se manifeste que par une diminution d'environ 20 p. 100 de la fécondité, par rapport aux témoins placés sous photophase 18 h (HODEK, non publ.). Par comparaison avec les deux expériences précédentes, il s'agit ici d'une inhibition essentiellement plus faible, associée à une diminution de photophase inférieure à 3 heures, tandis que pour *Aelia*, le raccourcissement était de 5 heures et pour *Coccinella* de 6 heures même.

Ces expériences n'ont pas encore éliminé assez sûrement la sensibilité photopériodique de même type que celle des deux insectes précédents. *P. apterus* commence déjà à pondre en mars (lorsque la température est plus élevée), alors que la photopériode naturelle est encore nettement au-dessous du seuil critique pour l'espèce (17 h). Il semble donc qu'il existe au moins deux modifications du modèle mentionné : pour les espèces à ponte précoce et pour celles à ponte tardive (fig. 1 C).

SENSIBILITÉ PENDANT LA DIAPAUSE

Jusqu'ici nous avons discuté de la sensibilité photopériodique après la diapause; nous allons considérer, maintenant, cette sensibilité au cours de la diapause. Les expériences sur *A. acuminata* et sur *C. septempunctata* montrent, qu'également dans cette période, les suppositions actuelles ne reflètent pas la situation réelle des différentes espèces.

Aelia

Si nous transférons, à la fin de l'été ou au début de l'automne (nous l'avons fait en août, septembre et octobre), les punaises des lieux d'hibernation au laboratoire, nous obtenons l'oviposition même sous photophase courte chez environ 2/3 des

femelles. Dans ces cas, la période de préoviposition est à peu près quatre fois plus étendue que sous longue photophase. Dans ce cas, encore, l'intensité de ponte représente 1/3 à 2/3 des valeurs enregistrées sous la photophase longue (HODEK, 1974 *a*).

Coccinella

On rencontre une situation analogue pour *C. septempunctata*, chez qui toutes les femelles pondent même sous une photophase courte. Dans ce cas, la période de préoviposition est simplement un peu prolongée : d'environ 1/3 ; l'intensité de la ponte se situe alors à peu près à la moitié des données notées sous plus longue photophase (HODEK *et al.*, 1975).

Il est vrai que, chez ces deux espèces, les femelles sont sensibles à la photopériode — comme il est démontré par tous les paramètres de l'activité de reproduction —, mais cette sensibilité n'est pas assez forte pour empêcher la reproduction.

Ce fait est en contradiction avec la conception classique qui considère que, dans la première période de la diapause, l'insecte possède une forte sensibilité photopériodique (bien entendu seulement pour les espèces influencées par l'éclairement). Ce fait semble être, aussi, tout à fait contradictoire avec les résultats des expériences menées sur la sensibilité après diapause, dont on a parlé précédemment. Après la diapause, une courte photopériode empêche la ponte après 3 semaines, — tandis qu'au moment où la diapause est la plus intense, la même photopériode assure une possibilité de ponte bien que celle-ci soit réduite.

Il est visible que la sensibilité aux facteurs externes change pendant le cycle de l'insecte, et ce changement a un sens adaptatif essentiel. Pour les insectes entrés en diapause, cachés et immobiles dans les abris d'hibernation, la sensibilité aux signaux inducteurs de la diapause perd de son importance. Au contraire, la sensibilité aux signaux stimulant la reproduction est plus significative. Le transfert au laboratoire représente un certain nombre de stimuli positifs : température élevée (au moins de nuit), plus grande intensité lumineuse, permanence d'une nourriture physiologiquement jeune, dérangements périodiques liés à l'entretien, impossibilité de trouver un abri. Tous ces stimuli positifs dépassent le signal négatif de la courte photopériode pour les espèces chez lesquelles la sensibilité à la photopériode diminue.

C'est seulement après la fin de la diapause, lorsque la reproduction reprend, que l'importance de la sensibilité pour l'induction de diapause se manifeste à nouveau, rendant possible la seconde diapause dont nous avons parlé. Cette sensibilité est surtout notée en cas de raccourcissement notable de la photophase, — signal naturellement inexistant à cette époque.

Pyrrhocoris

A cet égard *P. apterus* se comporte tout à fait différemment d'*Aelia* et de *Coccinella*. *Pyrrhocoris* maintient, dans la première période de sa diapause, une grande sensibilité à la photopériode qui inhibe complètement l'oviposition sous la courte photophase de 12 h. Mais, en rapport avec le développement de diapause, la sensibilité photopériodique se réduit (fig. 1 C) (HODEK, 1971 *b*, 1974 *b*).

La différence entre ces deux types de réponse des insectes à diapause imaginale est probablement en rapport avec leur biologie. La diapause d'*Aelia* et de *Coccinella*

est liée à leur migration vers les lieux d'hibernation et à leur plus ou moins grande immobilité dans les abris, la sensibilité à la courte photopériode est, pour ces espèces, accessoire en quelque sorte. Au contraire, *Pyrrhocoris* hiverne à la place même où il a vécu pendant sa période active, et il n'y est immobile que sous les très basses températures. L'insolation le stimule, même en hiver, à se mouvoir et à se nourrir des fruits de tilleul constamment disponibles ; son cycle de vie, beaucoup plus plastique que pour les cas précédents, reste sous la dépendance immédiate des facteurs externes. A cause de cela, il doit être sensible à la photopériode afin que la courte photophase automnale inhibe la reproduction pendant une éventuelle élévation prolongée de la température ambiante à l'automne.

Reçu pour publication en mai 1975.

SUMMARY

MODIFICATIONS OF THE PHOTOPERIODIC RESPONSE IN THREE INSECT SPECIES

In *Pyrrhocoris apterus* the photoperiodic response conforms to the traditional conception : in early diapause it is so strong that short day prevents the reproduction completely. With diapause termination the sensitivity gradually diminishes and in April it disappears. *Aelia acuminata* displays a permanent photoperiodic sensitivity both during and after diapause. The responsiveness to photoperiod is not strong enough to prevent completely the activation, but under short day the oviposition is halted after a rather short period. According to preliminary experiments, the photoperiodic sensitivity of *Coccinella septempunctata* appears to be similar to *A. acuminata*.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

HODEK L., 1971 *a*. Sensitivity to photoperiod in *Aelia acuminata* (L.) after adult diapause. *Œcologia* (Berl.), **6**, 152-155.

HODEK I., 1971 *b*. Termination of adult diapause in *Pyrrhocoris apterus* (Heteroptera : Pyrrhocoridae) in the field. *Ent. exp. appl.*, **14**, 212-222.

HODEK I., 1974 *a*. Reactivation of diapausing *Aelia acuminata* adults before hibernation (Heteroptera). *Acta ent. bohemoslov.*, **71**, 65-71.

HODEK I., 1974 *b*. Development of diapause in *Pyrrhocoris apterus* females in the middle period of winter dormancy (*Heteroptera*). *Věst. Čs. spol. zool.*, **38**, 161-169.

HODEK I., IPERTI G., ROLLEY F., 1975. Réactivation de *Coccinella septempunctata* et de *Perilitus coccinellae* au cours de leur diapause (sous presse).

PORAS M., 1973. Effet de la photopériode et de l'hivernation sur la diapause de *Tetrix undulata* (sow.) (*Orthoptère Tetrigidae*). *C. R. Acad. Sc.*, Paris, **277**, 205, 208.

WILDE J. de, 1969. Diapause and seasonal synchronization in the adult Colorado beetle (*Leptinotarsa decemlineata* SAY). Dans : Dormancy and survival. *Symp. Soc. exp. Biol.*, **12**, 263-284.

WILLIAMS C. M., 1969. Photoperiodism and the endocrine aspects of insect diapause. Dans : Dormancy and survival. *Symp. Soc. exp. Biol.*, **12**, 285-300.

Ann. Zool.-Écol. anim., 1976, **8** (3), 411-416.

MAINTIEN ET DISPARITION DE LA COLORATION HIVERNALE CHEZ *CHRYSOPA CARNEA*; RAPPORTS AVEC LE DÉROULEMENT DE LA DIAPAUSE (NEUR. CHRYSOP.)

A. HONĚK

Département d'Entomologie,
Institut de la Protection des Plantes,
Prague-Ruzyné

RÉSUMÉ

On a observé chez *Chrysopa carnea* (Neuropt., Chrysopidae), sous photophases longue et courte et à 21°, la durée du changement de coloration adulte : de jaunâtre au vert, en cours d'hibernation. Après transfert sous longue photophase, la couleur se modifie à n'importe quel temps de l'hibernation ; la durée de ce changement est raccourcie considérablement en début novembre. Sous photophase courte, la modification ne se réalise, pour l'essentiel de la population, qu'à partir de décembre. Sous les deux photophases, la durée de ce changement — essentiellement réduite avec la longue — est raccourcie au cours du temps. La sensibilité à la photopériode disparaît au début mars ; après cette date, la coloration d'hiver persiste à basse température et, peut-être chez les mâles, en absence de nourriture.

Le changement de couleur au laboratoire est essentiellement parallèle à l'évolution de l'activation des femelles en diapause pour des conditions identiques. Il est probable que les deux phénomènes sont déterminés par un mécanisme antérieur commun. Au cours de l'action continue de ce mécanisme, il n'est pas possible de délimiter des phases physiologiques distinctes.

La coloration fondamentale de *Chrysopa carnea* STEPH., pendant la période végétative, est verte. Elle se modifie en octobre, devenant jaunâtre jusqu'en avril. Ces deux modifications sont bien décalées dans le temps : en hiver la coloration ne change pas, contrairement au développement de diapause (HONĚK, 1973) et il semble, ainsi, que la couleur hivernale n'est pas en corrélation directe avec la diaupase.

De même, au printemps, l'activité des gonades et le changement de couleur sont indépendants (LACROIX, 1926, ICKERT, 1968, TAUBER et TAUBER, 1973). En condition thermique naturelle pour janvier et février, il est impossible de faire disparaître la coloration hivernale par un éclairement continu (VANNIER, 1961) ; mais, après une élévation de température, la modification pigmentaire se manifeste, d'autant plus rapide-

ment que la température est élevée (JANDA, 1937) de même qu'une longue photopériode accélère le processus (MCLEOD, 1967). Cependant, après un délai particulièrement allongé, la coloration d'hiver disparaît, même au froid (et à l'obscurité ?) (JANDA, 1937, VANIER, 1961).

Avec cette étude, nous voudrions dégager la part des facteurs exogènes et endogènes dans le maintien et la disparition de la pigmentation hivernale, et indiquer quelques parallélismes ou contradictions dans la comparaison de ce phénomène avec le développement de diapause.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le matériel expérimental a été récolté en automne, sur des cerisiers, et placé dans les quartiers d'hivernation (grenier non chauffé, remise), ou il a été collecté dans ses lieux d'hivernation. Au cours des expériences, les insectes sont maintenus dans des récipients de verre d'un litre contenant une feuille de papier. L'eau est amenée par une pièce de cellulose mouillée ; la nourriture artificielle : 30 p. 100 d'autolysat de levain, 30 p. 100 de fructose ou glucose, 40 p. 100 d'eau) est présentée sous forme de gouttes. Le remplacement de la nourriture et l'examen des élevages sont faits une fois par semaine.

Dans la première série d'expériences les insectes ont été transférés, à différents moments de l'hiver, à la température de 22° ± 1° et sous les photophases 8 ou 17 heures. Le critère de changement pigmentaire est l'acquisition de la couleur verte par 50 p. 100 d'individus et l'examen en est hebdomadaire, éventuellement plus fréquent. La durée du changement de couleur est déterminée par interpolation graphique de ces observations. Le nombre d'individus au cours de ce changement est la moyenne arithmétique entre les nombres d'insectes vivants avant et après l'obtention de la modification par 50 p. 100 d'entre eux. Seuls les mâles ont été considérés sous photophase courte car la coloration fondamentale des femelles est influencée par la maturation des gonades dont la propre coloration verte apparaît.

Pour la seconde série expérimentale, les adultes ont été laissés au printemps sous des conditions naturelles modifiées de diverses manières : observation dans la couche d'air près du sol (sans radiation solaire directe) ou observation à la température des quartiers d'hiver qui atteint jusqu'à 25 p. 100 les jours ensoleillés ; pour ces deux niveaux thermiques, une variante est introduite par le nourrissement ou par la distribution d'eau seule. Les élevages témoins sont maintenus en réfrigérateur, à la température de 4-6°. La diminution du pourcentage de coloration hivernale a été observée.

Un seul observateur a déterminé la couleur fondamentale avec l'échelle de couleurs de PACLT (1958). Les spécimens « jaune citron pâle », « jaune pâle » et « saumon » ont été retenus pour les expériences. Les individus qui avaient atteint une nuance glaucescente jusqu'à vert clair, c'est-à-dire ceux pour lesquels la couleur jaunâtre a disparu, ont été considérés comme modifiés.

RÉSULTATS

1. — *Disparition de la coloration hivernale au laboratoire*

Après le transfert de la nature aux 22° du laboratoire, les adultes changent de couleur après des délais différents. Un tel délai dépend de la date du transfert de l'échantillon et de la photopériode au cours de la modification. Concernant l'influence du moment de récolte sur ce délai, on peut reconnaître trois périodes (fig. 1 A) :

a) octobre et novembre en jour court : les couleurs, à cette époque, changent très lentement et la mortalité est élevée (46-80 p. 100), de sorte que les données sur le délai de modification ne sont qu'indicatives par le petit nombre de survivants. Néanmoins, encore juste avant leur mort, la plupart des individus ont montré l'indication du changement vers le vert. En jours longs, le délai de modification est nettement (2,5 fois) plus élevé que pour le mois suivant, la mortalité étant de 76 p. 100;

b) décembre (et novembre en jour long), début mars : le délai du changement pigmentaire à cette époque est raccourci, proportionnellement au temps. Il est de 80 jours (mâles) ou 60 jours (femelles) en jours courts pour début décembre, et de 28 jours (mâles) pour novembre en jours longs, et réduit de 3 à 6 jours pour la première moitié de mars aux deux régimes photopériodiques.

En jours courts, le changement s'est toujours effectué dans un délai remarquablement plus long (2 à 4 fois chez les mâles) qu'en jours longs. Les femelles, au moins par courte photopériode, changent de couleur plus vite que les mâles ;

c) de mi-mars à la transition verte sur le terrain : à cette période, tous les spécimens changent de couleur en 3 à 5 jours, quels que soient photopériode ou sexe.

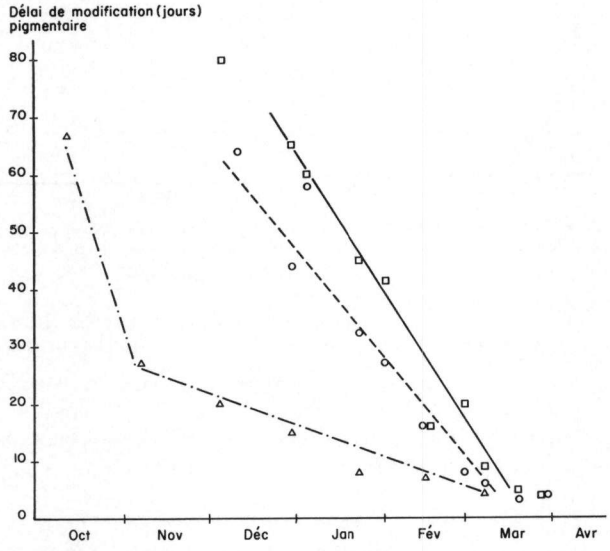

FIG. 1. — *Délai de modification de coloration hivernale sous différentes conditions expérimentales. Les symboles désignent le moment où 50 p. 100 de la population a changé de couleur*

□ ——— mâles ph. 8 heures, 22°

○ – – – – femelles ph. 8 heures 22°

△ – · – · – mâles ph. 17 heures 22°

2. — *Facteurs actifs sur le maintien de la coloration hivernale*

La modification rapide de pigmentation après l'élévation de température n'est possible qu'à partir de mi-mars ; mais, dans la nature, la coloration hivernale se maintient de 20 jours (femelles) à 40 jours (mâles) au-delà (fig. 2 B).

Chez les femelles (fig. 2 A), le délai de la modification n'a pas été essentiellement modifié par la condition douce ni par l'absence de nourriture ; le changement se produit, pour les insectes expérimentés, en même temps que sur le terrain.

Chez les mâles (fig. 2 A), seuls les spécimens nourris ont modifié un peu plus rapidement leur pigmentation à la température élevée des quartiers d'hivernage qu'à la température externe près du sol. Le délai de modification est pratiquement le même pour l'échantillon extérieur nourri et pour la population naturelle. La couleur

des mâles non nourris n'évolue pas complètement au vert bien que ce changement soit amorcé, les adultes mourant avant que le processus soit terminé.

Chez les témoins non nourris à 4-6°, les femelles changent de couleur bien plus lentement ; la modification est engagée mais non achevée chez les mâles. On peut conclure qu'au moins chez les mâles, l'accès à la nourriture dirige, outre la température, le délai de modification pigmentaire au printemps.

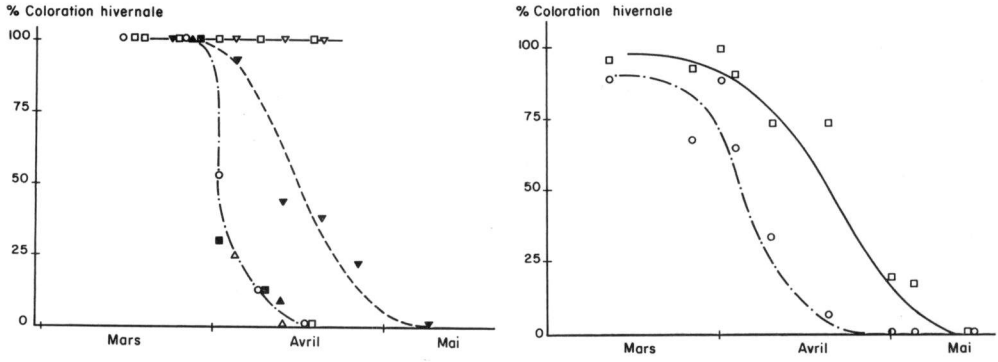

FIG. 2 A. — *Délai de modification de coloration hivernale en conditions naturelles diversement modifiées. Au départ, chaque échantillon comportait 100 p. 100 d'individus à pigmentation d'hiver*

□ mâles △ femelles non nourris } température du lieu d'hibernation
▲ mâles nourris }
▽ mâles ○ femelles non nourris } température de la couche d'air
▼ mâles ◙ femelles nourris } proche du sol

——— courbes figurant trois tendances de l'évolution
– – – – – –
– · – · – ·

FIG. 2 B. — *Évolution de la proportion d'individus à pigmentation hivernale dans la population naturelle.*

□ ——— mâles ○ – · – · – femelles

DISCUSSION

L'évolution de la tendance au maintien de la coloration hivernale rappelle grossièrement la direction du développement de diapause. En jour court (8 heures de lumière), l'activation des gonades est possible à partir de décembre et, à partir de ce moment, sa durée se raccourcit peu à peu ; au début de nos expériences, la durée de cette activation a été assez longue et s'est raccourcie en décembre (lumière 18 heures, 27°) ou en janvier (lumière 17 heures, 21°).

Les résultats des expériences sur la modification pigmentaire et sur l'activation diffèrent cependant par des détails, entre autres : 1° la période pendant laquelle un raccourcissement du processus se manifeste, et 2° par le fait que la sensibilité photopériodique pour le changement de couleur disparaît début mars, tandis que pour la diapause elle est conservée au moins un mois au-delà (lumière 8 heures) (fig. 3). Malgré ces différences, la similitude générale rend possible de considérer comme probable que la base des deux phénomènes a une cause commune : un mécanisme qui, dans les deux cas, est modifié de manière différente par les conditions externes. En considérant ce mécanisme fondamental, la comparaison des deux phénomènes peut être utile.

Selon la conception de quelques auteurs, la dormance est divisée en deux phases : 1° la période pendant laquelle le développement est intérieurement inhibé (« refractory phase », et 2° la période pendant laquelle l'animal est maintenu en dormance par les conditions externes. Les critères pour séparer les deux phases sont : 1° la simultanéité ou le retard de l'activation vis-à-vis du transfert sous conditions favorables, et 2° l'existence ou l'absence d'une sensibilité à la photopériode.

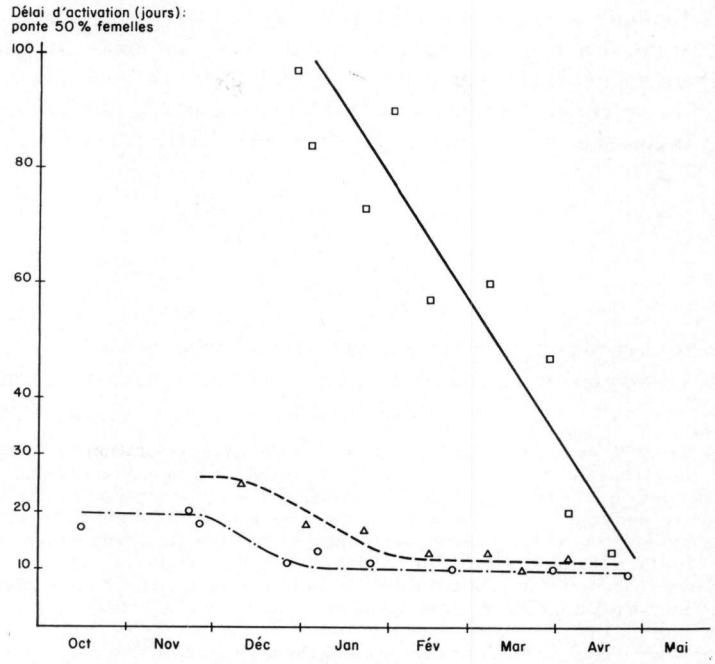

FIG. 3. — *Délai d'activation des femelles en diapause transférées de la nature sous différentes conditions expérimentales. Les symboles désignent le moment où 50 p. 100 des femelles ont commencé à pondre*

□ ——— ph. 8 h., 22° Honěk non publ.

△ – – – ph. 17 h., 22° Honěk non publ.

○ –·–· ph. 18 h., 22° Honěk-Hodek 1973

Si nous considérons les deux processus : activation génitale et modification pigmentaire, il est impossible de délimiter, à l'aide des critières mentionnés ci-dessus, une période nettement définie temporellement. Un net raccourcissement de l'activation arrive plus ou moins tard selon l'intensité des stimuli activants, et l'activation est retardée par rapport au changement de couleur. La sensibilité à la photopériode persiste jusqu'au printemps. L'affaiblissement de la tendance au maintien des manifestations de l'hibernation, pendant l'hiver, indique qu'un développement physiologique a eu lieu. Il reste, cependant, très difficile de trouver des critères pour diviser la période d'hibernation en deux phases qui soient essentiellement différentes au point de vue physiologique, et de délimiter à l'aide de ces critères une limite claire pour une transition définie temporellement.

Si, en cherchant cette limite, nous utilisons les critères cités antérieurement, nous constatons que chez *C. carnea* la période de transition entre phase « réfractaire »

et phase « activée » n'est pas tranchée : elle est mobile, dépendant de l'intensité du stimulus activant utilisé dans l'expérience. Et, si l'on emploie les mêmes conditions, la limite est différente pour le changement pigmentaire et pour la diapause.

HODEK (1973) est arrivé à des conclusions analogues avec *Pyrrhocoris apterus*. On peut aussi trouver des données démontrant la relativité de la limite entre les phases « réfractaire » et « activée » dans le travail de TAUBER et TAUBER (1973) ; leur matériel *C. carnea*, différent évidemment en Amérique du Nord de celui d'Europe centrale, est toujours activé sous la photophase 13 heures et, sous une photopériode plus longue, après 6 à 10 jours. Après transfert sous photophase 12 heures, il est activé après un même délai à partir du 22 décembre, tandis qu'à 9 et 10 heures, il l'est à partir du 23 février. Dans le domaine des jours courts, la photophase 12 heures représente par conséquent un stimulus plus fort pour l'activation que la photophase 8 heures.

Reçu pour publication en mai 1976.

SUMMARY

MAINTENANCE AND TERMINATION OF WINTER COLORATION IN *CHRYSOPA CARNEA* (NEUR. CHRYSOP.) : RELATIONSHIPS TO THE DEVELOPMENT OF DIAPAUSE

The time required for colour changes (from yellowish winter coloration to greenish summer colour) after transfers into long days and short days and 21°C was investigated in *Chrysopa carnea*. Transfer into long day was followed by colour change at any time during hibernation a considerable acceleration of this change was observed in early November. In short days the majority of the population did not change its colour before December. Under both photoperiods the duration of colour changes (which was considerably shorter under long day) decreased with the course of time. The photoperiodic sensitivity disappeared in early March ; there-after the winter coloration was maintained by low temperatures and, probably (in males), by inaccessibility to food.

Under the same conditions, colour changes and the activation of diapausing females follow, in general, a similar trend. It may, therefore, be assumed that both phenomena are caused by a common primordial mechanism. No distinct physiological phases can be delimited in the continual development of the underlying mechanism.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

HONĚK A., 1973. Relationship of colour changes and diapause in natural populations of Chrysopa carnea Steph. (*Neuroptera, Chrysopidae*). *Acta ent. behemoslov.*, **70**, 254-258.

ICKERT G., 1968. Beiträge zur Biologie einheimischer Chrysopiden (*Planipennia, Chrysopidae*). *Ent. Abh.*, Dresden, **36**, 123-192.

JANDA V., 1937. Beiträge zur Kenntnis des Umfärbungsprozesses bie, *Chrysopa vulgaris*s CHN. *C. R.* **12**, *Congr. imt. Zool.*, Lisbonne, 1935, Ser. 2, p. 1463-1471.

LACROIX J. L., 1926. Études sur les Chrysopides : l'hibernation chez *Chrysopa vulgaris* SCHN. *Bull. Soc. Sci. nat. de l'Ouest*, **6**, 1-26.

MCLEOD E. G., 1967. Experimental induction and elimination of adult diapause and autumnal coloration in *Chrysopa carnea* Neuroptera). *J. Insect Physiol.*, **13**, 1343-1349.

PACLT J., 1958. Farbenbestimmung in der Biologie. Fischer. Jena.

TAUBER M. J., TAUBER C. A., 1973. Quantitative response to day-length during diapause in insects. *Nature*, **244**, 296-297.

VANNIER G., 1961. Observations sur la biologie de quelques Chrysopides) Nevroptères, Planipennes). *Bull. Mus. nat. d'Hist. nat.*, **33**, 396-405.

Ann. Zool.-Écol. anim., 1976, **8** (3), 417-427.

PRÉPARATION ET POURSUITE DE L'HIBERNATION LARVAIRE DU PYRGOMORPHE EN PROVENCE

R. G. ABOU-ELELA (1) et M. VERDIER

Laboratoire de Biologie animale C,
Université Pierre et Marie Curie,
12 rue Cuvier, 75005 Paris

RÉSUMÉ

La succession des stades est établie pour le seul Pyrgomorphe sud-européen, univoltin dans une station du Var, hivernant à l'état larvaire comme certains Tetrix. Deux stades consécutifs sont concernés : un de développement lent en août-septembre, l'autre en diapause intense d'octobre à mars. L'évolution au laboratoire est évoquée, sous diverses conditions, pour 3 captures de fin d'été liées au premier phénomène et pour 5 prélèvements en cours de diapause hivernale. La signification de la première diapause est envisagée ; des questions de méthode sont discutées quant aux interprétations des résultats d'élevage.

INTRODUCTION

Pyrgomorpha conica OLIV. se présente comme une espèce univoltine à hibernation larvaire bien vérifiée sur la côte méditerranéenne française comme pour l'ensemble des fréquentes localisations dans le domaine « meso-méditerranéen atténué » ou méditerranéen à été sec et hiver humide. Cette espèce doit être celle ayant l'extension septentrionale extrême pour les *Acridoidea* de la famille des *Pyrgomorphidae*. Cette double particularité, phénologique et biogéographique a justifié l'entreprise d'un travail (ABOU-ELELA, 1972) dont un point saillant est rapporté ici.

La station étudiée est une bande de 20 mètres de large formée des dunes côtières arasées, entre la laisse de Posidonies et les Salicornes du marais, située immédiatement à l'est de l'agglomération Les Salins d'Hyères (France : Var, lat. 43° 7′). Elle a été choisie comme maintenant une population régulièrement importante du Pyrgomorphe et parce qu'étant la source d'autres Criquets étudiés par ailleurs pour leurs diapauses, dont *Locusta* et *Acrotylus*.

(1) Adresse actuelle : Dept d'Entomologie, Faculté des Sciences, Le Caire.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

La capture, dans les 4 derniers jours de chaque mois (mars 1968 à mars 1971), et une seconde fois pour les périodes où l'espèce montre un développement rapide, permet d'établir la composition stadiale.

Le matériel testé au laboratoire a cette origine, des précautions respectant température et éclairement étant prises au cours du voyage. Dans d'autres cas le matériel expérimental est obtenu à partir d'élevages, pour des filiations dont la mortalité est très restreinte.

Les seuls élevages indiqués ici concernent des animaux groupés. Leur base correspond au schéma suivant : soit en « salle chauffée » dans laquelle on assure une thermopériode : 8 h de 23 à 34° pendant l'éclairement puis décroissance dans les heures suivantes, soit en « chambre froide » où l'on passe de 7 à 25° en 3 heures pendant la photophase, les 21 autres heures retrouvant les 7° prétendant représenter l'hiver. Dans les deux cas, des photopériodes constantes : 8, 12, 16 h sont employées, ici. Le bilan évolutif est établi tous les 10 jours.

La nourriture a été, après essais, uniformisée avec *Poa annua* et *Lactuca sativa*, en toute saison. Les 3 heures de chauffage quotidien en chambre froide suffisent à une prise de nourriture « hivernale ».

L'élevage montre qu'une diapause embryonnaire n'est pas à considérer à 19° (incubation en 130 j.) ni aux températures supérieures pour lesquelles l'éclosion se fait après un délai double de celui connu chez le Criquet migrateur (28° : 31 j., 31° : 21 j., 34° : 18 j.). La maturation sexuelle a lieu en 7-12 j. en salle chauffée.

CYCLE ANNUEL

La proportion des différents stades est indiquée (fig. 1), par mois ou 2 fois par mois (juillet, août, septembre, avril) ; la présence simultanée d'adultes, embryons et néonates : mai-juin (-juillet) interdit de proposer objectivement un rapport numérique pour trois stades de localisation et d'échelle aussi contrastées. L'hibernation représentant l'événement remarquable pour l'espèce, cette période est centrée sur l'axe saisonnier.

D'octobre à mars, des larves relativement âgées sont seules rencontrées sur le terrain : stades IV, V, VI facilement identifiés par les stries oculaires, après un contrôle de la relation. Ces larves ne sont pas les étapes successives d'individus qui présenteraient un mode de croissance homogène ; le nombre de stades varie entre individus et, dans une grande mesure, avec le sexe. Le V domine : autour de 70 p. 100, le IV : 5 p. 100 correspond à des mâles, le VI : autour de 25 p. 100 plutôt à des femelles. Les divers types de croissance apparaissent en notant le stade varié atteint avant la mue imaginale. Les modifications de proportions entre catégories, en cours d'hiver, ne traduisent pas des mues en cours mais une mortalité différentielle intersexe (ABOU-ELELA, 1971), et peut-être dans une faible mesure un comportement différentiel modifiant la possibilité de capture.

En avril, deux mues, éventuellement une seule assurent un changement rapide de composition de la population. Les adultes représentent le seul stade épigé en mai, la ponte débutant à la fin de ce mois ; ils disparaissent en juin, mois de ponte maximale à la fin duquel les premières éclosions sont observées. Ni diapause embryonnaire préestivale ni quiescence substitutive par dessiccation ne semblent intervenir.

Le rythme de succession des stades est indiqué sur le diagramme et on note qu'il est plus lent en août-septembre : dans l'absolu et compte tenu des températures

de cette période ; une comparaison avec la dynamique d'avril le confirme. Cette lenteur au déroulement des intermues (III-) IV (-V) sera suivie d'une seule mue qui reconstituera la population (IV-) V (-VI) stabilisée d'octobre à la fin de diapause.

LA « DIAPAUSE ESTIVALE »

Nous considérons sous cette expression le matériel larvaire qui ne semble pas évoluer, sur la station en août-septembre, aussi rapidement que les autres stades. Les saisons du biologiste n'ayant pas tout à fait le même sens que dans le calendrier, le phénomène rapporté ici devrait plutôt être qualifié d'« automnal » ou, par le rôle qui va lui être attribué, de « préhivernal », « estival » étant littéralement correct.

L'observation phénologique est confirmée par l'élevage. Pour les Criquets qui, en majorité, passent par 7 stades et pour lesquels le V est le stade en diapause hivernale (fig. 1), la durée des intermues est, en salle chauffée et pour des éclairements de 12 à 16 h, en moyenne de 9 j pour I, 19 j : II, 13 j : III mais 30 j pour IV. Pour le V, un bon traitement est représenté par 5 j en salle chauffée et 12 h d'éclairement, puis 90 j en chambre froide sous 8 h, puis 8 j en salle chauffée sous 16 h. La suite du développement (cf. st. I à III) dure 9 j : VI, 12 j : VII.

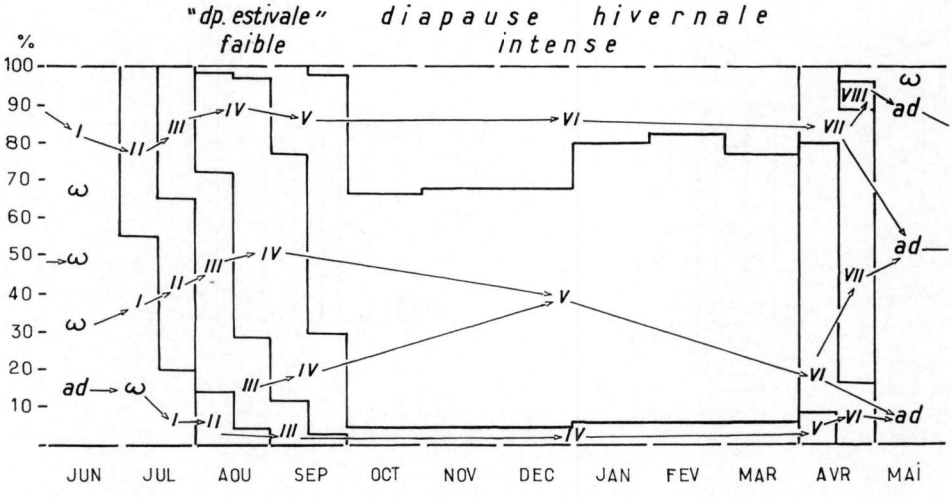

FIG. 1. — *Succession des stades larvaires du Pyrgomorphe*
Salins d'Hyères ; 1-2 bilans mensuels ; différents types de croissance

Ainsi, outre le stade d'hibernation normalement allongé par sa diapause, l'intermue qui le précède montre un ralentissement dans son déroulement. C'est aussi un stade qui, comme celui hivernant, présente une mortalité appréciable lorsqu'il est maintenu en « salle chauffée » : sous 8, 12 ou 16 h. Le stade III, très légèrement plus lent que les I-II et VI-VII, présente lui-même une mauvaise adaptation au chauffage pour 8 h d'éclairement.

Une troisième série d'observations est destinée à tester un matériel ayant

effectivement commencé son développement sur le terrain. L'élevage, en « salle chauffée », sous 3 photopériodes, est accompagné d'un décompte tous les 10 jours, durée qui permet le déroulement d'une intermue de durée « normale » ; maintien ou sortie de cette courte diapause sont représentés (fig. 2) au 30e jour d'élevage, ou

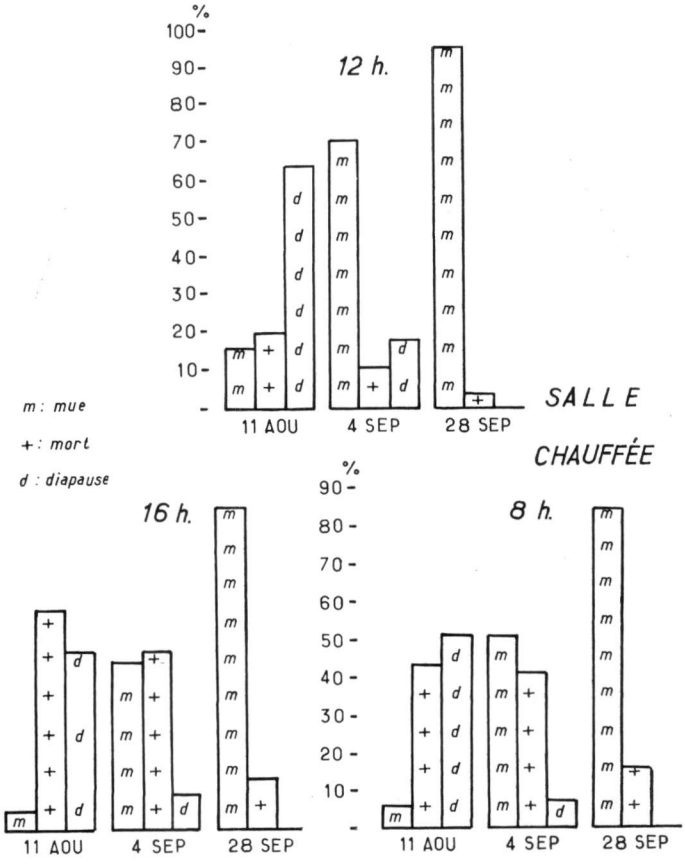

FIG. 2. — *Évolution des larves prélevées à 3 dates en fin d'été* 3 photopériodes en laboratoire chauffé ; proportion des mues, mort ou maintien en diapause après 30 jours

mortalité. Les populations considérées correspondent à 3 dates de capture. Ainsi,

— Près de 65 p. 100 des larves prélevées les 9-13 août n'ont pas mué en 30 jours (colonne d = diapause) c'est-à-dire dans un délai qui permettrait l'évolution complète de 3 stades « normaux » dans les mêmes conditions thermiques, à 12 h. Le reste est représenté par un peu plus de morts que d'animaux passés au stade suivant : 15 p. 100 (colonne m = mue). A 16 h et à 8 h, la proportion des larves maintenues dans leur stade est environ 50 p. 100, 5 p. 100 seulement muent, la mortalité étant plus élevée qu'en photopériode moyenne.

— Les larves récoltées les 2-6 septembre ; inversement, muent pour 70 p. 100 d'entre elles dans le même délai à 12 h, sensiblement 50 p. 100 aux photopériodes

extrêmes pour lesquelles la mortalité est encore supérieure à celle d'éclairement moyen, à peu près équivalente à la survie. Moins de 20 p. 100 et moins de 10 p. 100 des lots respectifs restent en diapause.

— Plus de 95 p. 100 des larves à 12 h, plus de 80 p. 100 aux autres photopériodes muent pour le matériel capturé fin septembre : en fait, toutes celles qui survivent. Les mortalités, un peu réduites de la 1re à la 2e récolte sont, maintenant, les plus faibles notées.

Ces mortalités, enfin acceptables, en particulier pour la photopériode apparaissant par ailleurs comme la meilleure : moins de 5 p. 100 à 12 h, montrent que la technique d'élevage (température, humidité, nourriture, densité), n'est pas fondamentalement vicieuse comme les élevages des 2 premiers lots sous courte ou longue photopériode pourraient le laisser entendre. Nous considérons plutôt que, par référence au matériel apte à muer, non en diapause « estivale » ou préhivernale, une forte mortalité traduit l'inadaptation du matériel biologique à la température qui se trouve être relativement forte. Ce matériel de mi-août-début septembre semble être, également, peu adapté à évoluer ou à se maintenir, sous les jours de durée extrême ; on notera que 12 h représentent la photopériode vers laquelle évoluent ces larves, la mue séparant ce stade en « diapause estivale » de celui en diapause hivernale s'effectuant peu après l'équinoxe.

LA DIAPAUSE HIVERNALE

On peut trouver, exceptionnellement, des adultes sur le terrain en octobre-novembre : 0,3 p. 100 de la population pour un stade qui, moins que les autres, ne peut passer inaperçu. Au laboratoire, les larves de début et fin septembre maintenues en salle chauffée sous l'une des 3 photopériodes (fig. 2) et ayant finalement mué se trouvent dans l'état de diapause hivernale menant à une mortalité pour la majorité; une fraction survit néanmoins dont certaines deviennent adultes après un court délai difficilement homologuable à une diapause : 6,8 p. 100 du nombre au départ pour l'ensemble des conditions ; la fréquence est la plus forte sous longue photopériode. Il doit s'agir de la fraction de population à plus faible intensité de diapause, peut-être non viable au cours de l'hiver et alors éliminable d'un génotype qui doit assurer l'inhibition du développement ; la poursuite de celui-ci doit être favorisée dans la salle d'élevage, plus chaude que la station, à cette saison, ce qui peut justifier les proportions distinctes indiquées pour le terrain et pour ces expériences.

Ainsi, la diapause hivernale n'est pas strictement obligatoire. Mais, autre élément devant les éliminer génétiquement de la filiation, de tels adultes préhivernaux obtenus artificiellement ont bien une longue survie, rappelant celle d'*Acrotylus insubricus* et d'*Ailopus strepens* dans les mêmes conditions de laboratoire, ils ne montreront par contre aucune activité sexuelle ultérieure. Maturation automnale pouvant évoquer une 2e génération ou diapause hivernale imaginale semblent tout à fait exclues pour cette souche.

Les larves récoltées à différents moments des 6 mois d'automne-hiver sont testées pour les deux températures précédentes (23-34° ou 7° (— 25)) et les figures 3 et 4 représentent le bilan au 20e jour des traitements pour 2 photopériodes *a priori*

favorable (fig. 3) ou défavorable (fig. 4), l'aspect dynamique, fixé par l'observation décadaire parfois poussée sur 5 mois ne peut prendre place ici ; le délai de 20 jours doit assurer largement, en « salle chauffée », la poursuite d'une intermue à peine allongée

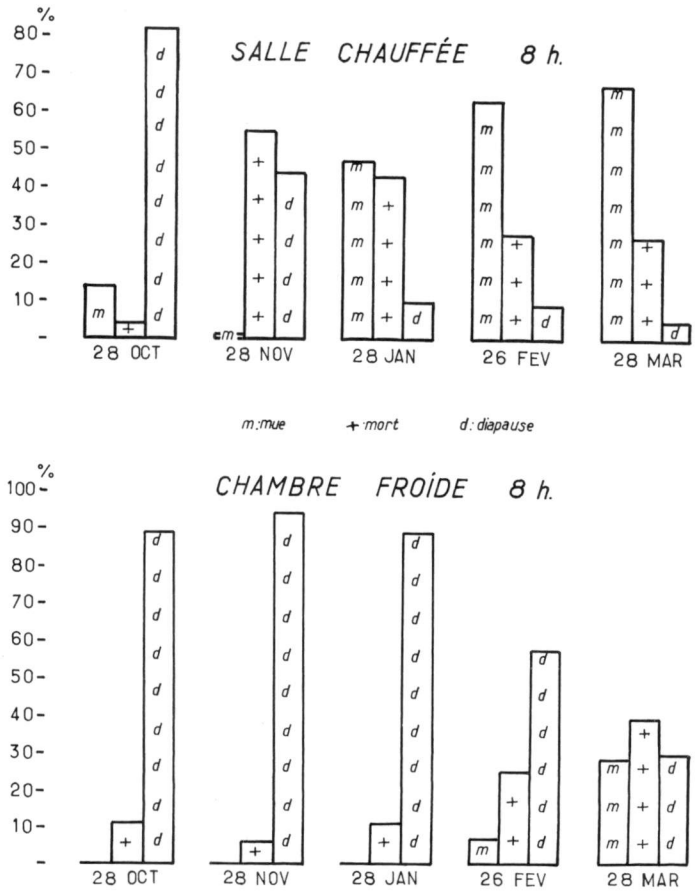

FIG. 3. — *Évolution des larves prélevées à 5 dates d'automne-hiver*
2 températures en courte photopériode ;
proportion des mues, mort ou maintien en diapause après 20 jours

(stade III), non celle du stade en « diapause estivale » (stade IV en général). Les 5 moments de capture sont séparées par un mois (deux pour l'intervalle contenant décembre qui n'a pas permis une récolte suffisante) : des 26-30 octobre alors que la dernière mue menant aux stades hivernaux (IV-) V (-VI) est largement dépassée jusqu'aux 26-30 mars qui précède de peu le changement soudain de composition stadiale sur le terrain (fig. 1). La mue, signe de fin de diapause, et ses alternatives : maintien dans le stade de capture ou mort sont représentées comme sur les histogrammes de la figure 2. On repérera rapidement les colonnes de mortalité qui, étant parfois inférieure à 10 p. 100 pour certains lots des deux traitements thermiques, nous fera considérer, ici encore, que le traitement global n'est pas systématiquement drastique : au moins pour les larves encore en forte diapause et pour celles qui l'ont accomplie.

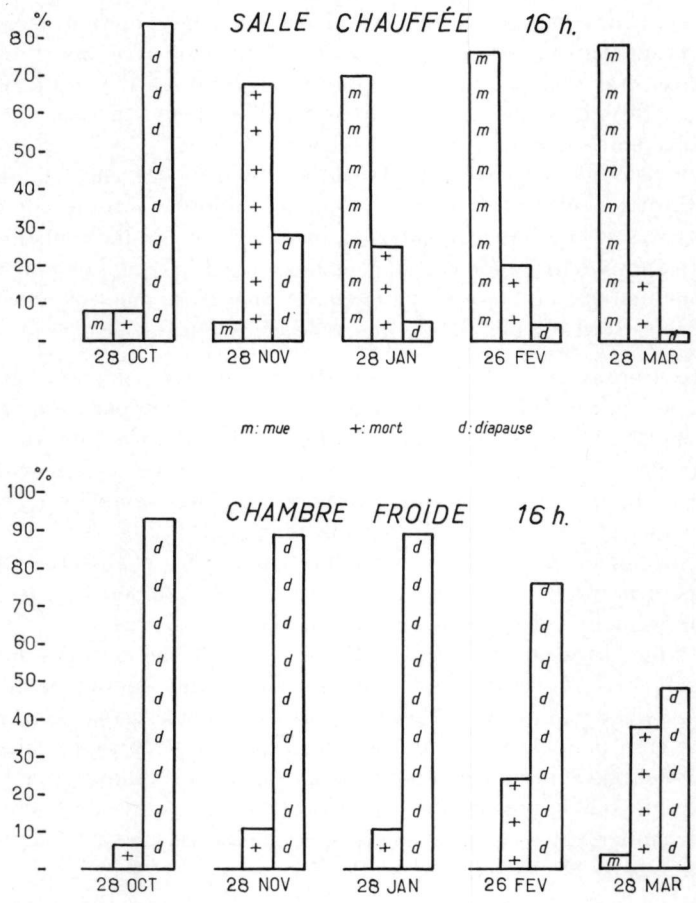

FIG. 4. — *Évolution des larves prélevées à 5 dates d'automne-hiver* 2 températures en longue photopériode ; proportion des mues, mort ou maintien en diapause après 20 jours

On note rapidement encore que, à travers les 4 combinaisons, les lots successifs présentent un pourcentage décroissant de maintien dans le stade de départ : la population est hétérogène pour l'intensité de diapause, et sans doute une quiescence thermique doit-elle lui succéder pour rendre compte du rejet à mars-avril des mues, sur la station. Plus de 80 p. 100 restent en diapause pour le lot de fin octobre, moins de 5 p. 100 pour celui de fin mars en salle chauffée, et autour de 40 p. 100 pour cette date en chambre froide. Nous serons devant la difficulté connue qui consiste à préciser une date de fin de diapause : même en convenant de saisir l'équilibre 1/2 muant 1/2 ne muant pas, il faudra préciser le traitement assurant cet état.

Considérant la mortalité, variable qui peut représenter la dominante des trois voies possibles, nous noterons que :

— Aux conditions chaudes, la morbidité très restreinte pour la capture de fin octobre atteint un maximum pour le lot suivant : 60 p. 100, décroissant pour les lots ultérieurs. Elle doit traduire l'inadaptation d'un matériel bien engagé dans la

diapause à une température anormalement élevée ; une fraction croissante des populations ayant terminé sa diapause, le reste persiste avec une intensité plus restreinte de cet état pour laquelle l'adaptation au froid est moins rigoureuse.

— Aux conditions froides, la mortalité est globalement faible en regard du cas précédent : leur état est évidemment en rapport avec les 7° (— 25°). L'évolution, pour les lots échelonnés est différente de celle notée à 23-34° ; les lots capturés de plus en plus tardivement doivent contenir ces fractions croissantes d'individus ayant terminé leur diapause et qui ne sont plus adaptés au froid. En particulier, le matériel de fin février, fin mars demande certainement un niveau thermique plus élevé pour la 3e phase métabolique de l'intermue ; la courbe thermique quotidienne de Hyères, pour mars, début avril est plus haute que celle utilisée ici.

On peut encore observer qu'avec les tests janvier-mars en jours longs (fig. 4), la mue s'effectue pour une fraction supérieure de la population par comparaison avec les jours courts (fig. 3) : en salle chaude au moins. En chambre froide, l'effet photopériodique est peu net, des mues ne concernant que le ou les 2 derniers lots, et en montrant apparemment que le couplage froid-jours courts semble être favorable à la mue plutôt que la dissociation des deux facteurs.

C'est, évidemment, la condition « chambre froide » (— 8 h) qui assure la meilleure survie pour les prélèvements de fin septembre à fin janvier. Puis les mortalités sont remarquablement voisines dans les 4 cas pour fin février : les températures doivent être trop fortes ou trop faibles. Fin mars, alors que le « développement de diapause » est achevé, la salle chauffée devient préférable. Le but de ces tests est analytique ; la salle « chauffée » l'est trop pour le milieu de la diapause et la chambre « froide » l'est trop pour la fin du phénomène. Dans un autre esprit, cherchant un régime correct de conservation, on indiquera ainsi que pour les captures de fin janvier : sur la fin de la période la plus froide, le traitement en chambre froide pour 40 jours suivi d'un réchauffement sous longue photopériode assure une mortalité très inférieure aux cas figurés ci-contre.

INTERPRÉTATIONS

1. Les Pyrgomorphidae ont une répartition de basse latitude (Bolivar, 1884) ; des 12 espèces signalées dans le Maghreb, seule celle étudiée ici se retrouve au nord de la Méditerranée, pouvant d'ailleurs remonter à de plus hautes latitudes : Basse Volga (Predtechenskii, 1930), parcours kazak de l'Irtysh, etc. (Bei-Bienko et Mishchenko, 1951). Même en Provence, l'espèce subit des contrastes thermiques considérables au cours des onze mois de vie épigée, pouvant se trouver sous la neige pendant 1-2 semaines : comme les adultes d'*Ailopus* et d'*Acrotylus*, terricoles, et, le dernier, fouisseur. Seuls, des Acridiens européens, des *Tetrix* peuvent-ils montrer une telle résistance larvaire. On rappellera aussi que *Pyrgomorpha montigena* ch. et *P. Lepinei* ch. sont signalés à 2 000 m au Maroc où les minima moyens sont autour de — 20/— 25° : ce genre est bien adaptable au froid. (Cf. Chopard, 1943).

L'aptitude du genre aux cryptobioses larvaires est illustrée encore par le passage de la saison sèche au Soudan par la larve de l'espèce, très voisine de la nôtre, de

P. cognata KR. : c'est précisément le seul cas parmi les 67 Acridiens observés par JOYCE (1958).

Indiquons, pour 3 localités évoquées dans cette discussion, quelques repères climatiques :

	Irradiation globale Kcal/cm²/an	Insolation heures			Max. therm. moyen	Min. therm. moyen
		annuelle	juillet	janvier		
Astrakan subdésert froid	115	2 200	270	110	35°	— 25°
(Salins d') Hyères mésoméditer. atténué	120	2 300	350	110	36°	— 5°
Le Caire (sub-) désertique	180	3 500	380	200	42°	0°

2. L'hibernation larvaire franche de *P. conica* (cf. GRASSE, 1924), descriptible avec une précision accrue lorsque les types de croissance sont connus (ABOU-ELELA, 1971), peut n'être que l'aspect le plus net d'un cycle qui comprend une période sensible plus large. Ce point, peu signalé dans les cycles de développement, demande une interprétation.

L'existence de deux cryptobioses a été rapportée dans quelques cas : chez les Acridiens *Pardalophora apiculata* (PICKFORD, 1953) : embryon et larve âgée pour le 1er et le 2e hivers, *Locusta* dans certains cas (VERDIER, 1964, 1971) : adulte l'été et embryon l'hiver suivant. De même, nymphe et embryon chez *Opheroptera brumata* et *Exapate congelatella* sont en diapause durant les été et hiver successifs.

La localisation précise à deux stades non consécutifs de développement doit correspondre à des mécanismes plus précis et plus complexes que le système permettant à n'importe lequel des stades larvaires de *Dendrolimus pini* (GEISPITS, 1953) p. ex. d'entrer en diapause par jours courts. Dans le cas du Pyrgomorphe en Provence, l'allongement discret du stade III, suivi de la « diapause estivale » limitée au IVe qui mène à la diapause hivernale franche au stade V (dans les types à 7 stades), l'ensemble sous des jours de plus en plus courts, correspond à un troisième type des diapauses concernant divers stades. Toute une période larvaire est susceptible de réagir, intercalée entre deux autres phases insensibles. Le mécanisme doit être physiologiquement moins raffiné que pour les quatre exemples cités plus haut, mais semble être moins diffus que chez *Dendrolimus*.

3. Le monovoltinisme n'est pas une donnée permanente pour *P. conica :* plusieurs générations sont possibles en Égypte (IBRAHIM, 1969 *a*) : larves et adultes sont signalés toute l'année ; la durée d'un stade larvaire n'est qu'allongée pendant l'hiver, sans qu'il soit question de diapause (IBRAHIM, 1969 *b*), de même que pour les 5 stades de cette souche les durées d'intermue en conditions constantes ne font pas apparaître une période sensible des III-IVe.

Une conséquence de la diapause « estivale » dans la souche provençale peut être de contribuer à la non apparition d'adultes avant l'hiver, adultes qui, produits

artificiellement, se montrent stériles, qui se trouvent dans une condition thermique défavorable quant à une maturation éventuelle, et dont les pontes problématiques ne sont pas adaptées au froid : ces degrés montrent l'inadaptation de toute la séquence adulte-embryon à un hiver pour lequel, inversement, *Locusta* résiste aux mêmes stades dans la même station alors que sa larve n'y survit pas.

L'adulte de Pyrgomorphe ne subsiste même pas parallèlement à la larve hivernante, mécanisme de « double assurance » réalisé ailleurs par *Tetrix undulata* (SICKER, 1964), chez des Gryllides du sud-ouest des U.S.A., etc.

Compte tenu du déroulement des premiers stades et de la coïncidence nécessaire entre présence du stade V et saison froide, il semble utile qu'un retard dans l'apparition de ce stade hivernant ait lieu. Deux stades sont, ainsi, consécutivement concernés par la séquence temporalité du phénomène-déroulement du phénomène.

4. Si une diapause « estivale », évidente mais limitée dans sa durée, a pour conséquence de retarder l'apparition du stade adapté au froid par sa longue diapause hivernale, elle paraît encore assurer ainsi une meilleure synchronisation de celle-ci, depuis un matériel antérieurement hétérochrone (fig. 1) du fait de l'étalement des pontes (cf., sur un Gryllide : FUZEAU-BRAESCH, 1963 et ISMAIL, 1973).

Les caractères de la diapause hivernale apparaissent classiques : fractions successives évoluant en traduisant la variabilité d'intensité, mortalité élevée en condition chaude mais faible au froid, reprise effective d'activité sur le terrain quasi-simultanée. La cause d'une désynchronisation semble liée à la longévité imaginale ne comprenant qu'une durée restreinte de prématuration.

De juin à début août, la situation évoque une forme polyvoltine méridionale : coexistence de stades variés et déphasage accru. De mi-août à mars, deux stades doivent répondre de façon originale chez un Acridien à la contrainte climatique de nature septentrionale ; l'un assure un alignement stadial hétérologue de fait mais homologue quant au développement, l'autre permet le blocage de ce développement pour la moitié de l'année.

Reçu pour publication en mai 1976.

SUMMARY

INITIATION AND PROGRESS OF THE NYMPHAL OVERWINTERING FOR PYRGOMORPHA IN SOUTH FRANCE

Pyrgomorpha conica is the only representative species found in Southern Europe from a rather subtropical family. It overwinters, furthermore, as a nymph like many Tetrigidae do ; the corresponding instars vary according to different patterns of growth, sex, etc. Three instars, out of which the 5th one is the most frequent, are thus found during the 6 months cold period.

The developmental capacity of these nymphs has been checked at 5 moments for two strongly opposed temperatures and under either a long or a short photoperiod. A shift from diapausing to moulting nymphs was then recorded during the winter, and some particular attention was paid to differential mortality.

The early winter situation was also found to follow an august-september period during which the previous instar developed slowly in the field as well as in rearing conditions. 3 consecutive samples of late summer have been observed in the laboratory in view to understand the signification of what appears to be a pre-winter, other, diapause.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ABOU-ELELA R. G., 1971. Hétérogénéité de la croissance larvaire chez *Pyrgomorpha conica* (Orth. Acrididae). *Ann. Soc. ent. Fr.* (N.S.), **7**, 147-161.

ABOU-ELELA R. G., 1972. *Problèmes de l'hibernation larvaire d'un Pyrgomorphe septentrional* (Orth. Acr.). Thèse Univ. Paris VI (A.O. 6489) 135 pp.

BEI-BIENKO G. Y., MISHCHENKO L. L., 1951. *Saranchevye fauny S.S.S.R. i sopredelnikh stran.* Izd. Akad. Nauk S.S.S.R., Moskva. 2 vol. 667 pp.

BOLIVAR I., 1884. *Monografia de los Pirgomorfinos.* Madrid, 154 pp.

CHOPARD L., 1943. *Faune Empire français.. — Orthopteroïdes de l'Afrique du Nord.* Paris, 450 pp.

FUZEAU-BRAESCH S., 1963. Ajustement du cycle de vie avec les saisons chez un Insecte univoltin. *C. R. Acad. Sci.*, **256**, 792-794.

GEISPITS K. F., 1953. Reaktsiia monovoltinykh tchechouekrylykh na prodoljitol'nost'dnia. *Ent. Obozr.*, **33**, 17-31.

GRASSE P. P., 1924. Notes sur quelques orthoptères français. — II. Le cycle annuel des acridiens. *Bull. Soc. Entomol. Fr.*, 45-47.

IBRAHIM M. M., 1969 *a*. Studies on the ecology and biology of *Pyrgomorpha conica* OLIV. *Bull. Soc. ent. Egypte*, **53**, 137-146.

IBRAHIM M. M., 1969 *b*. Biological studies on the immature forms of *Pyrgomorpha conica* OLIV. *Bull. Soc. ent. Egypte*, **53**, 147-160.

ISMAIL S. H. A., 1973. *Déterminisme de la diapause chez* Gryllus campestris L. (Orth.). Thèse Univ. Paris VI (A. O. 9038) 141 pp.

JOYCE R. J. V., 1952. The ecology of grasshoppers in East Central Sudan. *Anti-locust Bull.*, **11**, 99 p.

PICKFORD R., 1953. A two-year life-cycle in grasshoppers (Orth. Acrid.) overwintering as eggs and nymphs. *Canad. Ent.*, **85**, 9.

PREDTECHENSKII S. A., 1930. Praktitcheskie resoultati ekologitcheskogo izoutcheniia saranchi v Srednei Rossii. *Tr. Zasch. Rast.*, Ent., **1**, 149-159.

SICKER W., 1964. Die Abhängigkeit der Diapause von der Photoperiodizität bei *Tetrix undulata* Sow. (mit Beiträge zur Biologie und Morphologie dieser Art). *Z. Morph. Oek. Tiere*, **54**, 107-140.

VERDIER M., 1964. Effet photopériodique sur la maturation et la fertilité de *Locusta* grégaires du Sud de la France. *Rev. Path. vég. Ent. agr.*, **43**, 215-225.

VERDIER M., 1971. Développement embryonnaire de *Locusta :* relations avec les conditions de maturation dans diverses souches. *Ann. Zool. Écol. anim.*, **3**, 465-480.

Ann. Zool.-Écol. anim., 1976, **8** (3), 429-436.

NOTES SUR LA DOUBLE HIBERNATION DE *PEZOTETTIX GIORNAI* ROSSI (ACRID. CATANTOP.)

M. VERDIER

Laboratoire de Biologie animale C,
Université Pierre et Marie Curie,
12, rue Cuvier,
75005 Paris

RÉSUMÉ

Deux expériences portant sur la répartition des pontes du Criquet univoltin *Pezotettix* de Provence sont résumées. De jeunes adultes (juillet) maintenus sous longue photopériode montrent une diapause sexuelle non absolue, alors qu'à 8 ou 12 h, une maturation rapide entraîne une fécondité élevée ; sous un éclairement évoluant comme la saison, les pontes sont reportées à septembre-octobre. Cependant, les adultes capturés en octobre sont indifférents à la photopériode ; à faible température, leur survie est allongée et la fécondité, fonction de l'appoint thermique, est mise en parallèle avec une activité hivernale poursuivie. La longue durée du développement embryonnaire est enregistrée, de 13 à 28°, température au-dessus de laquelle les embryons cessent d'être viables ; ces données sont confrontées à celles d'espèces sympatriques dont l'incubation s'effectue entre mai et septembre.

INTRODUCTION

P. giornai ROSSI est l'espèce la plus répandue du genre : du Maroc à la Tunisie, du Portugal à l'Ukraine avec comme limite septentrionale : Deux-Sèvres et Aveyron, Drôme et Valais, Tessin et Tyrol du Sud, lac Balaton, Olténie et Dobroudja. Au moins 6 autres espèces sont plus localisées : Caucase, Anatolie, Syrie-Liban, Chypre.

Deux points ont frappé les observateurs en Europe méridionale : la persistance des adultes en fin de saison et leur copulation. Ainsi, KRAUSS (1878) la signale adulte en juillet pour l'Istrie « et encore fréquent en octobre » ; FINOT (1890) : « on rencontre très fréquemment ces insectes accouplés », ... l'adulte de juillet « ne disparaît... qu'au printemps ». Pour FRUHSTORFER (1921), en Suisse méridionale, il « traverse l'hiver jusqu'en mars » et, citant BURR : « fréquemment observé en copulation » ;

précis comme toujours : « adulte du 20. VIII... et encore fin décembre » dans le Tessin, et « Ausserordentlich kältebeständig, trifft man sie Ende XI. noch sehr zalreich inmitten von Schneeflecken an, in welche sie, aufgescheucht, hineinspringen... Am 24. XI. traf ich *giornae* noch häufig..., wenngleich damals schon alle Quellen... mit dickem Eis bedeckt waren ». CHOPARD, dans plus de 500 pages de sa « Biologie des Orthoptères » (1938), ne consacre que 2 lignes à l'espèce pour y signaler qu'on la « rencontre presque toujours par couples à partir d'une certaine époque » et figure cette situation ; il confirme et résume (1951) : « De juin à novembre ; ... hiverne parfois à l'état adulte dans le Midi. »

L'hibernation a-t-elle le même caractère que celle des quelques Acridiens passant normalement la saison froide comme adultes ne copulant pas ? Quand ce Criquet pond-il ? Y a-t-il une diapause chez cet insecte univoltin, et pour quel stade ?

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le matériel est observé et capturé entre La Ciotat et Saint-Cyr (France, Bouches-du-Rhône). L'élevage est réalisable en cycle fermé mais nos sources alimentaires amènent une infestation larvaire, en mai-juin par *Mermis*, qui réduit la fécondité. Les faits rapportés ci-dessous correspondent à certaines observations faites au laboratoire, à partir d'insectes capturés début juillet (dernier stade larvaire) ou début octobre (adultes mûrs), les uns et les autres non parasitables.

Diverses conditions lumineuses : 8, 12, 16 h fixes ou photopériode évoluant selon la saison sont utilisées. Le chauffage est, soit élevé : 8 h à 23-34° pendant l'éclairement puis décroissant, — soit très réduit. Dans ce dernier cas, les insectes séjournent dans une « chambre froide » à 7-8° et peuvent ou non recevoir 2 ou 4 h. de chauffage élevant respectivement à un maximum de 22° ou 27°. Ces températures permettent la prise de nourriture et, inégalement, une activité sexuelle. Les copulations sont notées 2 fois par jour, les tubes de ponte vérifiés quotidiennement, les bilans seront exprimés par semaine.

La nourriture est présentée sous forme de gazon dans lequel un *Lolium*, Trèfle blanc et *Poa annua* dominent ; *Taraxacum* est ajouté ; des rameaux d'un *Ligustrum* (feuillés même l'hiver) contribuent fortement à l'alimentation et à l'habitat. Une surface évaporant l'eau, sous le plancher des cages, est maintenue pour ce criquet hygrophile.

Les incubations évoquées ici ne concernent que des températures fixes, de 3 en 3 degrés, entre 13 et 34°.

D'autres élevages concernant les larves ne permettent pas de considérer qu'une phase larvaire intervienne dans la régulation du cycle.

CYCLE ANNUEL

Pour La Ciotat, et sans précisions pour les variations inter-annuelles, les repères phénologiques peuvent être résumés ainsi : larves néonates rencontrées dans la 2e décade d'avril, dernier et avant-dernier stades larvaires dans la 3e décade de juin ; premiers adultes au 25-6. Première décade de juillet : dernier stade dominant pour les femelles, adultes dominant pour les mâles (A ce moment, *Calliptamus*, *Oedaleus*, *Oedipoda* et *Sphingonotus* rencontrés aussi au dernier stade et comme imagos ; adultes hivernant d'*Ailopus* et *Acrotylus* disparus).

20 août : copulations pratiquement inexistantes (ex. : une, concernant des mutilés, sur 500 couples potentiels). 30-8/5-9 : copulations de plus en plus fréquentes, abondantes dans la 3e décade de ce mois (alors qu'*Acrotylus* et *Ailopus* n'ont pas

ce comportement). Le 5 octobre, on note à divers moments d'une journée couverte 29 p. 100 des femelles *in copulo* ou chevauchées, simultanément.

20 décembre-20 février : adultes actifs au-dessus de 14°, maintenant une forte proportion de copulations, présentes même aux températures plus faibles. 1re décade d'avril : des adultes résiduels encore accouplés (A ce moment, *Acrotylus*, *Ailopus* — et *Paratettix meridionalis* eux-mêmes en copulation).

MATURATION ET FÉCONDITÉ

Deux séries expérimentales sont utilisées ici, aux résultats confirmés par d'autres faits. L'une teste la réaction sexuelle de jeunes adultes à différentes photopériodes ; l'autre série : survie et ponte des adultes d'octobre. Le caractère brutalement schématique des conditions thermiques est retenu comme opposant été à hiver ; on s'attachera ici plutôt à l'expression sous forme de pontes.

1. — *Été et maturation* (fig. 1)

Récolte le 4 juillet : majorité des femelles au dernier stade, une partie des mâles adulte. Répartition en 4 populations groupées, en « salle chauffée » (thermopériode 23-34°, forte même pour La Ciotat) soumises soit à 8, 12, 16 heures d'éclairement soit à une photopériode décroissant tous les 5 jours (p. ex. 15 h 45 le 20-7, 12 h 20 le 22-9, etc.). Date moyenne de mue imaginale femelle : 13 juillet.

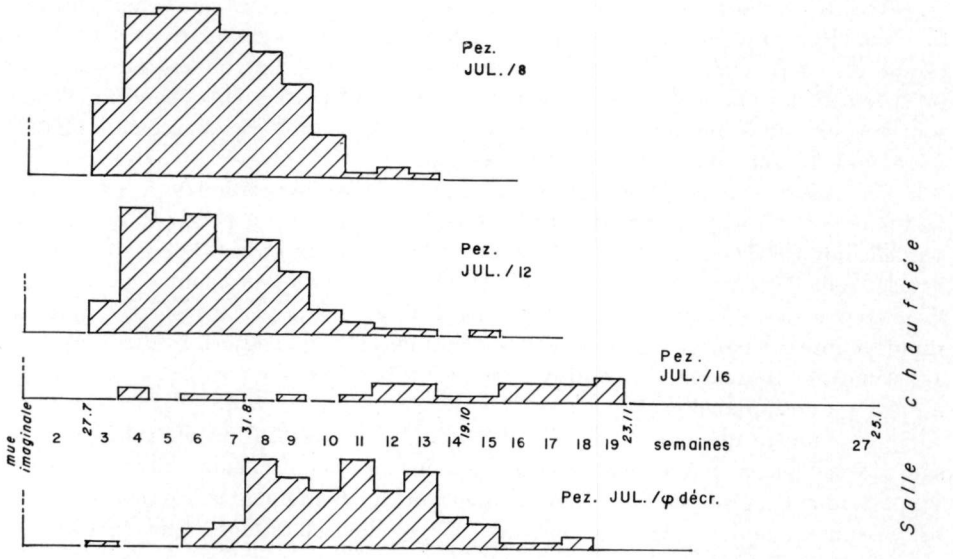

FIG. 1. — *Répartition des oothèques pour 4 populations synchrones de* Pezotettix.
Traitement depuis la mue imaginale (juillet) en salle chauffée.
Photopériodes : 8, 12, 16 h ou décroissante

On n'enregistre pas de différence nette dans la répartition des copulations ou des pontes, à *8 h ou 12 h.* A une semaine d'âge (mais moyenne) : 1/12 des femelles copule, — 1/8 à 2 semaines. Ponte engagée au cours de la 3e semaine, maximale aux 5-6e. Fécondités globales de même ordre : 6,2 oothèques/femelle à 8 h et 4,4 ooth./-fem. à 12 h ; ponte terminée au niveau de la semaine 14 : mi-octobre, sous une température franchement excessive et survie de peu de femelles infécondes au maximum 2 autres semaines.

A *16 heures,* situation très différente : une 1re copulation sera notée le 2-8, isolée et, pour toute la vie ultérieure, il n'en sera généralement plus observée. Pontes faibles et retardées, plus groupées entre les 11 et 19e semaines, les dernières femelles persistant au maximum jusqu'à la semaine 27 (fin janvier) malgré le chauffage élevé. Fécondité moyenne : 1,1 ooth./femelle.

La comparaison des 3 réponses place *Pezotettix* parmi les insectes de jours courts : diapause imaginale non absolue.

Sous *photopériode variable,* même tenant compte de la restriction associée à la température peu écologique au fur et à mesure du temps, on peut considérer un résultat évoquant les faits de terrain. Pour les 5 premières semaines, analogie avec la longue photopériode : l'éclairement a peu décru ; des copulations isolées sont notées à ce moment. Leur fréquence augmente, de même les pontes : plus lentement qu'aux semaines 3-4 en courtes photopériodes. Fécondité maximale dans les semaines 8-15 : septembre-octobre, intermédiaire entre les conditions précédentes ; de même pour une survie atteignant au maximum la semaine 20. Production moyenne : 3,8 oothèques/femelle.

2. — *Automne-hiver et disparition des adultes* (fig. 2)

Récolte le 4 octobre : adultes venant de passer le cap des 12 h, dont près du tiers copule ou est en pariade active simultanément. Trois populations sont maintenues en « salle chauffée » décidément excessive, dans le but de les comparer aux précédentes, à 3 photopériodes. Trois populations sont placées en « chambre froide », soit dans une situation qui ne serait vécue que 3-4 mois après ; le chauffage, différent, n'est apporté que pour 2 de ces 3 groupes.

En *condition chaude,* les photopériodes 12, 16 h ou décroissantes (p. ex. 12 h 10 le 12-10, 8 h 50 le 7-12) mènent à des réponses analogues à partir d'une activité sexuelle intense. Pendant un mois, équivalent des semaines 13-16/17 de vie imaginale, 1/3 des femelles en copulation et, pour 28 jours, 3,8 ooth./fem. sont déposées pour la moyenne des 3 éclairements. Début novembre, en rapport avec une mortalité rapide, chute des pontes qui atteignent le début décembre, quelques adultes survivant 1-2 semaines ultérieures. Fécondités de même ordre : dans l'ordre des histogrammes : 4,8-5,0-4,5 ooth./femelle.

Ceci montre que, avant octobre l'inhibition de maturation était levée — et, sans doute, que la température 23-34° entraîne un « épuisement » des adultes qui ne passeraient, ainsi, pas l'hiver. Au demeurant, un traitement sous thermopériode décroissante augmente la survie et étale la production d'œufs dans la direction ci-après.

En *condition froide* soudainement imposée, les réponses sont comparables entre elles et très distinctes des précédentes. La survie atteint les 38, 39 ou 43e semaines

de datation imaginale pour la température dominante 7° (excessivement faible en début et en fin d'expérience) et la photopériode variable (p. ex. 12 h 10 le 12-10, 8 h 30 le 22-12, 12 h le 5-4). Dans ces traitements non modulés, le chauffage d'appoint de 2 h assure ainsi le maintien de quelques insectes jusqu'à début mai comme sur le terrain.

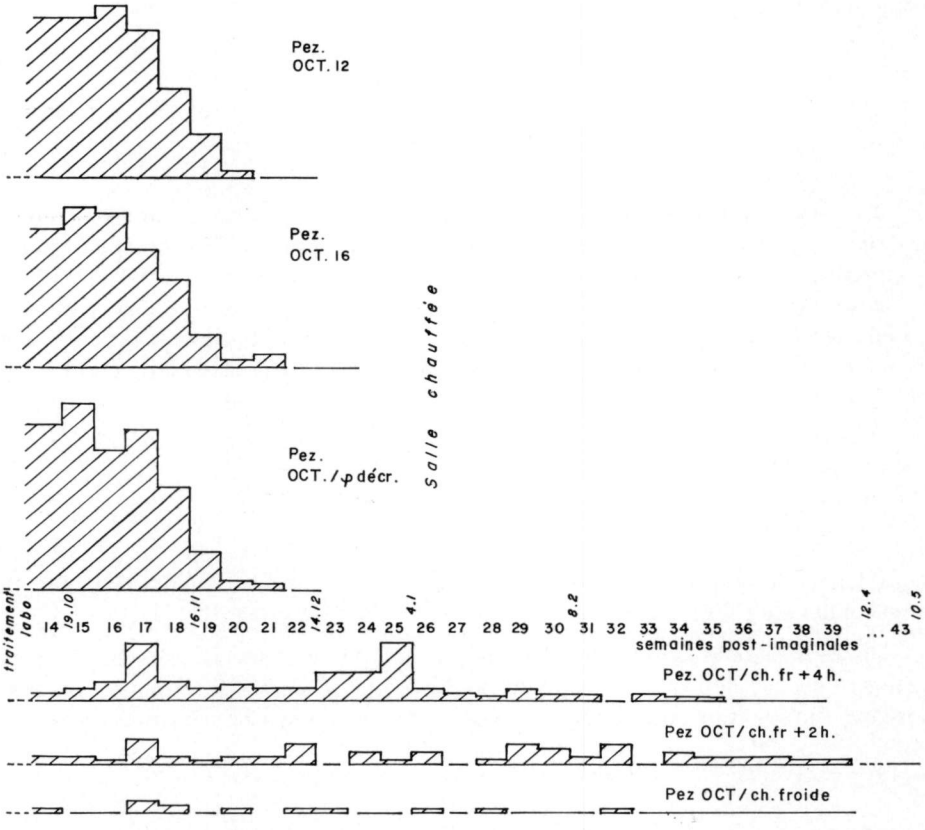

FIG. 2. — *Répartition des oothèques pour 4 populations synchrones de* Pezotettix.
Traitement depuis octobre.
3 populations en salle chauffée en photopériode 12, 16 ou décroissante.
3 populations en chambre froide recevant 4, 2 ou 0 h de chauffage d'appoint

Des copulations sont enregistrées, même au cours des 20 ou 24 heures à 7° : de 1/5 à 1/4 des femelles dans les premiers mois. La répartition des pontes sera lue sur les histogrammes ; elle correspond à 2,3 ooth./fem. avec 4 h de chauffage — 1,5 ooth./fem. pour 2 h, et 0,3 ooth./fem. pour le maintien sans chauffage. Ces fécondités comparées aux résultats en « salle chauffée » sont donc respectivement 2 fois, 3 fois et 16 fois plus faibles. On indiquera rapidement qu'un chauffage régulièrement diminué assure bien un lent passage entre les figures pour « salle chauffée » puis « chambre froide + 4 h » puis les suivantes.

Les deux modes dans le diagramme pour « ch. froide + 4 h » assez favorables

à la poursuite de l'activité, aux semaines 17 et 25, suggèrent un rythme d'interponte temporaire ayant pu n'être synchronisé que par la soudaineté du traitement froid.

Enfin notons que des adultes récoltés *fin décembre* survivent au maximum un mois en salle chauffée, pondant encore près de 3 ooth./fem. et deux fois plus longtemps à une alternance 17/4° avec moins de la moitié d'oothèques. Ce dernier traitement, pour une récolte de *fin février* entraîne une fécondité très résiduelle pour une survie maximale d'un mois.

DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE

Tous les Acridiens d'Europe septentrionale hivernent à l'état d'embryons réputés en diapause ; ceci n'est vrai que pour la majorité des espèces d'Europe méridionale, et l'intensité de la diapause semble bien, ici, être plus faible.

Pour des températures d'incubation fixes, et en s'en tenant aux pontes de septembre-novembre, devant nettement hiverner, on note des délais variables pour un même traitement parental ; la variabilité intra-oothèque étant, à elle seule, forte ; ces durées d'incubation sont de l'ordre de 185-255 jours à 13°

165-235 — 16°
130-230 — 19°
115-215 — 22°
95-180 — 25°
85-170 — 28° ; à 31° et 34°

et au-dessus, les embryons ne sont pas viables. Une rupture dans l'alignement des durées moyennes n'apparaît pas.

On appréciera la lenteur de ce développement en le comparant à celui d'espèces sympatriques n'ayant pas (ou pouvant ne pas avoir : *Locusta*) de diapause embryonnaire, les durées étant aussi ramenées à des moyennes sous températures fixes :

	13° (j)	16° (j)	19° (j)	22° (j)	25° (j)	28° (j)	31° (j)	34° (j)
Pezotettix	220	200	180	165	135	125	+	+
Locusta sans diapause			53	37	24	19	14	12
Acrotylus				100	78	35	20	16
Pyrgomorpha						31	21	18

On insistera sur la mort des embryons aux deux des plus fortes températures indiquées, alors que 37° est encore supporté par ceux de diverses autres espèces, sinon 40°, pour considérer que ce point, et le faible seuil thermique de développement, doivent marquer l'adaptation d'une embryogenèse se déroulant normalement en condition hivernale.

INTERPRÉTATIONS

1. Une partie des populations de *Pezotettix giornai* se rencontre, au cours de l'hiver en Provence sous forme d'adultes ; l'autre partie est formée d'embryons : génération suivante engagée dans les premiers temps de son développement sur une période étendue. Le mécanisme assurant le rejet de la ponte vers septembre et au-delà est assuré, comme pour *Locusta* de même latitude (VERDIER, 1964), par un conditionnement photopériodique qui favorise d'autre part la production d'œufs à diapause (VERDIER, 1971).

On peut considérer que l'élevage des adultes de juillet sous éclairement décroissant donne une forte indication sur le début de la ponte dans la nature mais, par un chauffage qui cesse d'être adapté, raccourcit son extension. Les insectes d'octobre ont bien une forte fécondité qui sera épuisée en 6-8 semaines sous le même chauffage excessif mais, qui diminuée quantitativement sera étendue sur 25 semaines pour l'une de nos conditions froides.

2. A propos des délais de développement embryonnaire pour les premières pontes de *Pezotettix*, comparées à ceux de 3 espèces, on rappelera que :

— *Locusta* présente les normes citées sous certaines conditions expérimentales ou pour une génération d'été : température au sol élevée ; mais une diapause embryonnaire peut augmenter le délai jusqu'à 156 jours à 33° pour une souche à forte intensité de diapause (LE BERRE, 1951, 1953) ou pour la génération d'automne en région méditerranéenne.

— *Acrotylus*, à diapause imaginale hivernale, a des œufs évoluant normalement sous des températures plus élevées que notre Catantopinae : en mai ; *Pyrgomorpha*, à diapause larvaire hivernale, évolue comme embryon sous les températures encore plus fortes de juin.

Parmi les Acridiens pour lesquels des faits sont accessibles, on notera *Tmethis pulchripennis* SERV. dont le développement embryonnaire est d'une lenteur voisine : 100-149 j à 25° (SHULOV, 1952). D'autres rapprochements avec cet Acridien Batrachotetriginae, dont l'œuf adapté au désert n'absorbe pas d'eau, sont actuellement prématurés.

3. Si nous sommes, avec *Pezotettix*, en présence d'un second Acridien de jours courts pour sa maturation, et si la ponte est aussi curieusement poursuivie, un point capital reste à préciser. Il fait appel à l'idée que deux mécanismes peuvent être nécessaires pour la régulation d'un cycle annuel comme c'est le cas avec le Criquet migrateur et le Pyrgomorphe des mêmes localités. Ce second mécanisme doit assurer une éclosion assez groupée, réalisant ces populations larvaires qui contiennent au maximum 3 stades consécutifs. L'évolution du délai d'incubation au cours de la succession des pontes sera considérée ultérieurement.

Reçu pour publication en mai 1976.

SUMMARY

NOTES ON THE TWOFOLD HIBERNATION OF *PEZOTETTIX GIORNAI* ROSSI (ACRID. CATANTOP.)

Pezotettix, a univoltine grasshopper, overwinters partly as non-diapausing adults and as eggs laid since September ; some informations are given concerning its life cycle. A laboratory exploration shows that July adults would mature rapidly under short days whereas egg-laying is actually delayed till September under summer photoperiods. October mature adults are no more sensitive to day-length and are highly fertile in a hot condition ; with a cold treatment, such late adults live longer and produce fewer egg-pods which represent an extended normal, winter sexual activity. The low developmental threshlod for the eggs, together with a long duration of embryogenesis are considered, the later being more particularly compared with data concerning species maturing during the mild season.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

CHOPARD L., 1938. La Biologie des Orthoptères, Paris, Lechevalier, 541 pp.

CHOPARD L., 1951. Orthoptéroïdes. *Faune de France*, nº 56, Paris, Lechevalier, 359 pp.

FINOT A., 1890. Faune de France. *Ins. Orth., Thysan.* et Orth. proprement dits, Paris, Deyrolle, 322 pp.

FRUHSTORFER H., 1921. Die Orthopteren der Schweiz und der Nachbarländer... *Arch. Naturgesch.*, **5**, 1-262.

KRAUSS H., 1878. Die Orthopteren-Fauna Istriens. *Sitzb. k. Akad. Wiss.* I. Abt., **78**, 1-94.

LE BERRE J. R., 1951. Hétérogénéité biologique des populations du Criquet migrateur des Landes *Locusta m. gallica* (*ph. transiens*). *Rev. Zool. Agr. appl.*, **50**, 57-62.

LE BERRE J. R., 1953. Contribution à l'étude du Criquet migrateur des Landes en élevage, *Locusta m. gallica* REM. *Bull. biol. Fr. Belg.*, **87**, 227-273.

SHULOV A., 1952. Observations on the behaviour and the egg development of *Tmethis pulchripennis* UV. *Bull. Res. Coun. Israel*, **2**, 249-254.

VERDIER M., 1964. Effet photopériodique sur la maturation et la fertilité de *Locusta* grégaires du Sud de la France. *Rev. Path. veg. Ent. agr.*, **43**, 215-225.

VERDIER M., 1971. Développement embryonnaire de *Locusta* : relations avec les conditions de maturation dans diverses souches. *Ann. Zool. Écol. anim.*, **3**, 465-480.

Ann. Zool.-Écol. anim., 1976, **8** (3), 437-439.

CHRONIQUE DES LIVRES

SCHMIDT-KOENIG (K.). — MIGRATION AND HOMING IN ANIMALS. — Springer Verlag, Berlin, 1975, 99 p.

Dans cet ouvrage les phénomènes de la migration et du retour au gîte sont étudiés chez les crustacés et les araignées, les criquets, les abeilles, les papillons, les poissons, les amphibiens, les reptiles, les oiseaux et les mammifères. Chaque chapitre contient une discussion sur les problèmes de l'orientation et de la navigation et sur les solutions qui leur sont apportées. Un appendice indique quelques méthodes statistiques qui permettent d'analyser les données recueillies sur l'orientation animale. Ce livre s'adresse aux étudiants et à tous ceux qui s'intéressent à cet aspect du comportement animal.

BARBIER (M.). — INTRODUCTION A L'ÉCOLOGIE CHIMIQUE. — Masson, Paris, 1976, 119 p.

L'écologie chimique est la science des relations chimiques entre les êtres vivants ou entre le monde minéral et le monde vivant. Ces interactions caractérisent la vie ; en conséquence elles représentent un sujet d'étude complexe et infini.

Cet ouvrage est présenté comme une Introduction et son but est d'offrir des exemples des principaux types d'interaction. Il comporte les chapitres suivants:

Avant-Propos :

1. Origines et généralités de la notion d'interaction chimique dans la nature.
   1. L'écologie chimique.
   2. Généralités des interactions chimiques dans la nature.
2. La préservation des espèces : des toxines et venins aux techniques de la duperie.
   1. Mycotoxines, phytotoxines et antibiotiques.
   2. Les toxines des invertébrés marins.
   3. La défense chimique chez les Arthropodes.
   4. Les toxines des vertébrés.
   5. Les mimétismes.
   6. La bioluminescence.
3. Importance écologique des stérols pour les invertébrés.
   1. Schéma du contrôle hormonal chez les insectes.
   2. Origine du cholestérol chez les insectes et les invertébrés marins.
   3. Remarques sur la présence de stéroïdes chez les invertébrés.
   4. Le cholestérol des végétaux.
   5. Phytostérols en C_{28} et C_{29} ; leur rôle biologique ; stérols anormaux des invertébrés marins.
4. Les phéromones.

   Les phéromones des insectes : généralités, phéromones sexuelles, une phéromone à activités multiples : la substance royale des reines d'abeilles (*Apis mellifica*), phéromone d'alarme, phéromone de traces, phéromone d'agrégation, usage des attracteurs dans la lutte contre les insectes.

   Les phéromones des algues et des champignons.

   Les phéromones des vertébrés.
5. Équilibres et déséquilibres : exemples de relations adaptées ou destructrices :
   1. Relation insectes-plantes.
   2. Action de l'homme sur le milieu océanique.
   3. Regards vers l'avenir.

Postface : de la difficulté de conclure.

Cet ouvrage de synthèse s'adresse à un large public qui pourra y trouver les bases élémentaires et une série de références permettant l'accès éventuel à des publications plus techniques.

WALLWORK (J. A.). — THE DISTRIBUTION AND DIVERSITY OF SOIL FAUNA. — Academic Press, London, New York, San Francisco, 1976, 355 p.

Le premier objectif de l'auteur a été de rassembler dans cet ouvrage la vaste somme d'informations sur l'écologie de la faune du sol éparse dans les périodiques scientifiques à travers le monde. Le deuxième de présenter cette information de manière à dégager une sorte de synthèse générale des facteurs qui régissent les différents types de distribution et la diversité de la faune du sol.

Après une brève introduction sur les composants principaux de la faune du sol et un chapitre consacré aux méthodes d'étude de la distribution et de la diversité, J. A. WALWORK étudie la faune du sol en fonction des différents habitats. Les titres des chapitres sont les suivants : Habitats de prairies : la faune du sol et sa nourriture ; prairies : facteurs chimiques et physiques ; les pratiques agricoles et la faune du sol ; marais et marécages ; landes et dunes de sable ; faune du sol forestier ; faune du bois dépérissant, des rochers et des arbres ; faune du sol des déserts : déserts chauds ; faune du sol des déserts : déserts froids. Dans le dernier chapitre : « Distribution et diversité : synthèse », l'auteur essaie, malgré la complexité du problème de dégager les facteurs principaux qui affectent la diversité des espèces de la faune du sol et leur distribution. Les références bibliographiques sont données à la suite de chaque chapitre.

Cet ouvrage donne une introduction de base sur le sujet pour des étudiants qui ne sont pas familiers avec la faune du sol et une source de références pour les chercheurs et les enseignants. Il peut intéresser aussi les botanistes et les géologues.

PRÉCIS DE ZOOLOGIE. VERTÉBRÉS, t. I, Anatomie comparée, Ch. DEVILLERS et P. CLAIRAMBAULT, 2e édition revue et complétée, Masson, Paris, 1976, 468 p.

Cet ouvrage est constitué par une partie détachée, pour des commodités de consultation de l'ouvrage, de l'ancienne édition du *Précis de Zoologie*. L'esprit de l'ouvrage a été conservé, il demeure volontairement structural, même si, à propos de certains organes des informations fonctionnelles sont données. Seul le chapitre relatif au système nerveux central a été complètement remanié, les autres n'ont reçu que quelques corrections, suppressions ou adjonctions minimes.

Les grandes divisions de l'ouvrage sont les suivantes :

1. Définition, caractères généraux.
2. Les téguments et leurs annexes : la peau, productions cutanées.
3. Squelette : tissus squelettiques, squelette céphalique, squelette axial.
4. Système musculaire.
5. Système nerveux.
6. Appareil circulatoire.
7. Le tube digestif et ses dérivés : intestin céphalique, intestin troncal.
8. Appareil pulmonaire.
9. Cavité générale.
10. Appareil excréteur.
11. Appareil génital.

Index alphabétique.

L'ouvrage s'adresse aux étudiants des maîtrises de biologie, des écoles vétérinaires et des instituts agronomiques. Il peut être aussi utile aux enseignants.

STRAUSFELD (Nicholas J.). — ATLAS OF AN INSECT BRAIN. — Berlin, Springer-Verlag, 1976, 214 p.

Cet Atlas s'adresse non seulement au spécialiste de l'anatomie et de la physiologie des arthropodes, mais aussi à toute personne intéressée par l'étude générale et comparative de la structure du cerveau. L'auteur se limite volontairement à la Mouche domestique, évitant ainsi de perturber et surtout de surcharger le lecteur.

Après un rapide rappel des travaux antérieurs sur le système nerveux des Insectes débutant par Flögel et Viallanes, qu'il nomme des « Ptolémée » du système nerveux, l'auteur consacre le chapitre 2 à l'étude histologique des cellules nerveuses, tant en microscopie classique qu'en ultramicroscopie. Ce chapitre permet au non-spécialiste d'entrer de plein-pied dans cet ouvrage. L'identification et la classification des divers neurones sont très précises.

Dans le chapitre 3 l'auteur décrit les grandes parties du cerveau en relation avec les fonctions sensorielles (vision, sensibilité chimique, sensibilité mécanique...). Les liaisons nerveuses concernant ces fonctions sont détaillées dans le chapitre 6.

Le chapitre 4 présente un système de coordonnées spaciales pour la localisation externe des différentes parties du cerveau, non seulement utile pour l'électrophysiologiste qui veut y planter ses électrodes, mais évite aussi de noyer le lecteur dans un verbiage ennuyeux. L'auteur fait ici quelques comparaisons avec des systèmes nerveux d'insectes autres que les diptères.

Le chapitre 5 est consacré à des données numériques : nombres de neurones, de synapses, etc. C'est un peu long et fastidieux.

Le chapitre 6 donne d'excellentes cartes de coupes du cerveau. Un glossaire très détaillé mis à son début permet de les lire facilement.

Dans le chapitre 7 l'auteur donne la forme et la disposition des neurones du cerveau. Les planches sont nombreuses et bien explicitées.

Les deux appendices qui terminent cet ouvrage sont très utiles et fort bien faits :

— le premier donne les méthodes histologiques de l'étude du cerveau. Il est très complet et bien détaillé ;

— le deuxième est un dictionnaire des termes utilisés en anglais-français et allemand. Il y a quelques petites erreurs de traduction en français, mais cela ne nuit pas à la compréhension du texte.

Cet ouvrage devrait figurer dans la bibliothèque de tout laboratoire de physiologie et j'espère qu'il incitera d'autres chercheurs à faire des ouvrages semblables sur d'autres insectes.

STENGEL Marc
Station de Zoologie
I.N.R.A., Colmar

COOPER (D. Y.) *et al.* — CYTOCHROMES P-450 AND *b* 5. — STRUCTURE, FUNCTION AND INTERACTION. — Plenum Press, New York, 554 p., 1975.

Les systèmes d'oxygénases microsomiques catalysant l'activation de l'oxygène moléculaire et l'incorporation d'un de ses atomes dans des composés organiques impliqués dans le métabolisme normal de l'organisme (hormones stéroïdes) ou qui lui sont étrangers (médicaments, drogues, additifs alimentaires, pesticides, polluants divers...). Il n'est pas étonnant qu'un processus d'une importance aussi vitale ait provoqué des recherches en nombre croissant de la part des biochimistes et pharmacologistes, auxquels s'ajoutent maintenant les nutritionistes, les entomologistes et, en un mot, tous ceux qui sont préoccupés par les problèmes de l'environnement. L'ouvrage présenté ici est la réunion de 29 communications présentées au symposium de Philadelphie, en avril 1974. La valeur des participants et la qualité des discussions en font une référence de tout premier ordre dans ce domaine.

J. L. R.

PERSPECTIVES IN EXPERIMENTAL BIOLOGY. — Proceedings of the fiftieth Anniversary Meeting of the Society for experimental biology, Cambridge, 16-19 juillet 1974, vol. 1, *Zoology*, edit. Davies S. P., 525 p. ; vol. 2, *Botany*, edit. Sunderland N., Pergamon Press, Oxford, 1976.

Le 50e anniversaire de la fondation de la Société de Biologie expérimentale a été célébré au cours d'une réunion spéciale qui s'est tenue à Cambridge du 16 au 19 juillet 1974. Les membres les plus éminents de la Société avaient été invités à présenter une communication sur leur sujet de recherche donnant l'historique de la question, son état actuel et si possible les perspectives d'avenir. Pour plus de commodité, les articles ont été publiés en 2 volumes consacrés l'un à la zoologie, l'autre à la botanique et à l'intérieur de chacun d'eux groupés en différents chapitres.

C'est ainsi que le volume 1 : *Zoology* répartit les 43 contributions qui le composent sous les rubriques suivantes : 1. Introduction, 2. Régulations osmotiques et ioniques, 3. Physiologie des Invertébrés en général, 4. Physiologie des insectes, 5. Physiologie de la respiration, 6. Chimie cellulaire, 7. Neurobiologie, 8. Locomotion animale. Un index auteur et un index matière le complètent.

Le volume 2 : *Botany* comprend les chapitres suivants : 1. Introduction, 2. Croissance et développement, 3. Régulation hormonale de la croissance et du développement, 4. Phéromones, 5. Développement des plastes et senescence, 6. Métabolisme du carbone dans la photosynthèse, 7. Symbiose, 8. Métabolisme de l'azote, 9. La synthèse des protéines et sa régulation, 10. Les métabolites secondaires, 11. Processus de transport et de sécrétion. Le nombre d'articles est le même que celui du tome 1 et il y a aussi des index matière et auteurs.

Ann. Zool.-Écol. anim., 1976, **8** (3), 441.

INFORMATION

II. CONGRESSUS THERIOLOGICUS INTERNATIONALIS, BRNO, 1978

The IInd International Congress of Mammalogy will be held in Brno, Czechoslovakia, on 20-27 June, 1978. The Institute of Vertebrate Zoology and the Institute of Parasitology, both of the Czechoslovak Academy of Sciences, have been put in charge of the organization of the congress.

The scientific programme of the congress will be divided into the following sections : (1) Paleontology ; (2) Zoogeography ; (3) Systematics and Phylogeny (classical systematics, karyosystematics, biochemical population systematics and genetics) ; (4) Ecology (ecophysiology, population ecology, community ecology, ecosystem approach) ; (5) Applied theriology (medical, veterinary, pests) ; (6) Protection of mammals (zoological gardens, reserves and parks, endangered species) ; (7) Game research and wildlife management ; (8) Morphology (systematic and comparative anatomy, histology, fine structures, embryology, development and growth) ; and (9) Behaviour. Papers may be presented in any of the congress languages. There will be in-congress and post-congress excursions to various regions of Czechoslovakia.

For more detailed information, write to

The Secretary
II. Congressus Theriologicus Internationalis
Institute of Vertebrate Zoology
Czechoslovak Academy of Sciences
Květnà 8
603 65 Brno, Czechoslovakia

Ann. Zool.-Écol. anim., 1976, **8** (3).

CONTENTS

L. BONNEMAISON. — Action of group effect and of two juvenile hormone analogues on *Brevicoryne brassicae* L. (*Homoptera, Aphididae*). 289

D. MUGNIERY. — Mathematical model of the population dynamics of *Heterodera pallida* STONE. Possibilities of utilization in a practical case of integrated control..... 315

J.-L. RIVIÈRE. — After-effects of pesticides used in agriculture. I. — Action of some fungicides on the development and the fecundity of *Blattella germanica* (L.) 331

Sylvie DERRIDJ. — Influence of temperature during growing period of the potato Kennebec (*Solanum tuberosum* L.) on the biology of the Colorado potao beetle (*Leptinotarsa decemlineata* SAY, Coleoptère *Chrysomelidae*) studied in Laboratory..... 339

Suzel FUZEAU-BRAESCH, S. ISMAIL. — Diapause in a univoltine species : (one generation per year) *Gryllus campestris* L. (Orthop.) external factors and programming..... 349

J.VOEGELE. — Diapause and heterogeneity of development in *Aelia* (*Heteroptera, Pentatomidae*) and in *Trichogramma* (*Hymenoptera, Trichogrammatidae*) 367

M. PORAS. — The influence of the photoperiod of temperature on some aspects of imaginal diapause in the female *Tetrix undulata* (sow.) *Orthoptera, Tetrigidae*..... 373

G. IPERTI. — Imaginal diapause in the *Coccinellidae* 381

I. NOVAK. — Relations between diapause and migration in *Autographa gamma* L. and various other species of noctuids..... 389

M. CANARD. — Diapause in *Chrysopa perla* (L.) (*Neuroptera, Chrysopidae*). Induction and termination under natural and experimental conditions..... 393

I. HODĚK. — Modifications of the photoperiod response in three insect species..... 405

A. HONĚK. — Maintenance and termination of winter coloration in *Chrysopa carnea* (*Neur. Chrysop.*) : relationships to the development of diapause..... 411

R. G. ABOU-ELELA. M. VERDIER. — Initiation and progress of the nymphal overwintering for Pyrgomorpha in south France..... 417

M. VERDIER. — Notes on the twofold hibernation of *Pezotettix giornai* ROSSI (*Acrid. Catantop.*) 429

RECOMMANDATIONS AUX AUTEURS

Le manuscrit doit être dactylographié sur papier format 21 × 29,7, avec un double interligne, au recto seulement. Chaque page sera numérotée et des feuilles *séparées* seront utilisées pour les références bibliographiques, les tableaux, les légendes des figures et graphiques, etc.

Au début de chaque mémoire, on indiquera : — *le titre du mémoire :* il ne devra pas comporter d'abréviations ni de formules chimiques (sauf pour les isotopes) ; — *le nom des auteurs*, précédé des initiales du prénom pour les hommes, du prénom complet pour les femmes ; — *le nom des techniciens* ayant collaboré à l'étude relatée, précédé de la mention : avec la collaboration technique de... ; — *le nom de l'établissement*, dans lequel ont été effectuées les recherches et son adresse.

Les mémoires seront rédigés, autant que possible, d'après le plan ci-dessous :

a) *résumé :* (250 mots max.) suffisamment précis pour que sa lecture renseigne sur la nature du travail et son importance ; b) *introduction* dans laquelle on indique l'objet des recherches entreprises en relation avec les travaux déjà effectués dans le domaine ; c) *techniques expérimentales et matériel utilisé*, en donnant, sous une forme concise, tous les détails nécessaires pour que le lecteur puisse répéter les expériences ; d) *résultats*, à présenter de la manière la plus brève possible ; e) *discussion et conclusions ;* f) *titre et résumé* anglais ou destinés à être traduit en anglais comportant une analyse *complète* de l'article ; g) *remerciements* pour les collaborateurs, les fonds, les dons... ; h) *références bibliographiques.*

Les travaux originaux en anglais doivent présenter la même composition que les mémoires rédigés en français, mais ils comportent obligatoirement un résumé français *très complet.* Les figures, graphiques tableaux et photographies seront sous-titrés en français.

Pour les autres documents (notes, mises au point, revues, rapports, etc.) l'auteur devra suivre un plan logique et le mettre en évidence par une titration appropriée.

Les références bibliographiques doivent être citées dans le texte de la manière suivante : (Dupont et Duval, 1954). Lorsque la référence comporte plus de trois auteurs, seul le premier auteur sera mentionné, suivi de *et al.* A la fin de l'article, les références constituant la bibliographie doivent être citées par ordre alphabétique des noms d'auteurs, et par ordre de dates pour un même auteur.

Pour les articles : le (s) nom (s) de (s) auteur (s) suivi (s) des initiales du (des) prénom (s) ; la date de parution de l'article ; le titre de l'article (dans la langue originale pour l'allemand, l'anglais, l'italien, l'espagnol et en français dans tous les autres cas, avec indication entre parenthèses de la langue d'origine, sauf si l'auteur étranger a sous-titré dans l'une des quatre langues mentionnées) ; le titre du périodique en abrégé, selon la *World List of Scientific Periodicals*, ou le *Bulletin Signalétique du C. N. R. S.* ; le volume ; la première et la dernière page de l'article.

Pour les ouvrages : le nom de l'auteur avec les initiales du prénom ; la date de l'édition ; le titre complet de l'ouvrage dans la langue originale, sans abréviations (pour les langues utilisant des alphabets autres que l'alphabet latin, la traduction du titre sera donnée entre parenthèses, avec mention de la langue d'origine) ; le volume ; la première et la dernière page du paragraphe se rapportant aux résultats discutés, et, si l'on cite l'ouvrage en entier, le nombre de volumes et le nombre total de pages ; le numéro de l'édition s'il y en a plusieurs ; le nom de l'éditeur ; le lieu de l'édition. Si l'ouvrage est collectif, on indiquera en plus le nom de l'auteur du chapitre cité, le nom des rédacteurs principaux, précédé de la mention « in », le titre de l'ouvrage.

La mention de « communications personnelles » ou « données non publiées » etc. doit être faite entre parenthèses. Lorsque l'auteur a relevé une référence dans une revue d' « Abstracts », le mentionner à la fin de la référence, entre parenthèses.

Les tableaux, dessins, graphiques, cartes, photographies, doivent être fournis à part. Les tableaux et figures doivent faire l'objet de deux numérotations distinctes, en chiffres arabes l'une et l'autre.

Les auteurs peuvent disposer leurs tableaux soit dans le sens de la largeur de la revue soit dans le sens de la longueur. Dans le sens de la largeur, le total des signes et des espaces disponibles est de 100. Dans le sens de la longueur, il est de 155. Les tableaux en longueur, c'est-à-dire ceux pouvant disposer de 155 signes, ne seront admis que s'ils comprennent plus de 8 lignes de chiffres, de manière qu'une page entière de la revue ne soit pas occupée par un tableau très long et très étroit. Les graphiques ne doivent pas faire double emploi avec les tableaux.

Les légendes et les énoncés des graphiques et dessins doivent être dactylographiés sur une même feuille séparée et porter les numéros des figures.

Les graphiques, schémas, cartes, dessins d'appareils seront envoyés soit *à l'état définitif* soit *à l'état de projets*, leur exécution définitive étant confiée au Bureau de Dessin de l'I. N. R. A. Seules deux réductions à l'impression sont admises : *soit* × 0,5, *soit* × 0,25.

Il est rappelé que le format utile des *Annales* est : 19 × 12,5 cm ; ces dimensions ne doivent pas être dépassées.

Photographies : Il est recommandé de fournir des épreuves bien contrastées sur papier blanc, et de préférence en format 9 × 12. Si les photographies doivent être associées pour constituer des planches, on adoptera les normes suivantes : 2 photos : 9 × 12 ; 4 photos : 9 × 5,5 ; 6 photos : 5,5 × 5,5. Dans ce cas, chaque photo devra porter un numéro en chiffres arabes visible après clichage.

Les légendes des photographies doivent être dactylographiées sur une même feuille séparée et porter les numéros des figures.

Il est demandé d'indiquer sur le manuscrit, dans la marge, en regard du texte, l'emplacement souhaité pour les tableaux et figures.

Envoi du manuscrit : M. Biliotti, Centre national de Recherches agronomique, 78000 Versailles, France. On demande deux exemplaires.

Correction des épreuves : les épreuves que les auteurs recevront à corriger sont à retourner, après correction, à cette même adresse.

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

PÉRIODIQUES

TARIF DES ABONNEMENTS POUR 1976	France	Étranger	Le N°
ANNALES AGRONOMIQUES, 6 nos par an	270 F	296 F	65 F
ANNALES DE L'AMÉLIORATION DES PLANTES, 4 nos par an	210 F	232 F	65 F
ANNALES DE PHYTOPATHOLOGIE, 4 nos par an	240 F	264 F	85 F
ANNALES DE ZOOLOGIE - ÉCOLOGIE ANIMALE, 4 nos par an	240 F	264 F	85 F
ANNALES DE ZOOTECHNIE, 4 nos par an	240 F	264 F	85 F
ANNALES DE TECHNOLOGIE AGRICOLE, 4 nos par an	210 F	232 F	65 F
ANNALES DE BIOLOGIE ANIMALE, BIOCHIMIE, BIOPHYSIQUE, 6 nos par an (1)	270 F	296 F	65 F
ANNALES DES SCIENCES FORESTIÈRES, 4 nos par an	210 F	232 F	65 F
ANNALES DE GÉNÉTIQUE ET DE SÉLECTION ANIMALE, 4 nos par an	240 F	264 F	85 F
ANNALES DE RECHERCHES VÉTÉRINAIRES, 4 nos par an	240 F	264 F	85 F
ANNALES D'HYDROBIOLOGIE, 2 nos par an	125 F	140 F	85 F

(1) En 1976, les *Annales de Biologie animale, Biochimie, Biophysique* passent de 4 nos à 6 nos.

APIDOLOGIE, 4 nos par an — Abonnement : France : 60 F — Étranger sauf R. F. A. : 70 F
— Le numéro : France : 20 F — Étranger sauf R. F. A. : 25 F

DERNIERS OUVRAGES PARUS

Carte pédologique de France à 1/100 000. Condon H-21 et notice explicative, par **J. Seguy.**
152 p. et une carte, 1975 ..... 53,50 F

Carte pédologique de France à 1/100 000. Angoulême H-16 et notice explicative, par **G. Callot.**
171 p. et une carte, 1975 ..... 53,50 F

Carte pédologique de France à 1/100 000. Moulins L-14 et notice explicative, par **J. C. Favrot.**
177 p. et une carte, 1974 ..... 53,50 F

Carte pédologique de France à 1/100 000. Toulon P-23 et notice explicative, par **J. Portier.**
107 p. et une carte, 1974 ..... 53,50 F

Journées d'information sur l'alimentation azotée des animaux, Paris, 21-22 novembre 1973.
141 p., 1974 ..... 52,00 F

L'I. N. R. A. au service des Industries agricoles et alimentaires. Inventaire des Recherches.
266 p., 1974 ..... 35,00 F

Symposium international sur la conservation des grains récoltés humides, Paris, 5-10 mars 1973.
762 p., 1973 ..... 150,00 F

Le Pois. Étude génétique des caractères, classification, caractéristiques variétales portant sur les variétés inscrites au catalogue officiel français, par **R. Cousin.**
111 p. et 140 fiches, 1974 ..... 150,00 F

Contribution à l'étude de la Faune de France. Systématique de la tribu des Scymnini (Coccinellidae), par **J. M. Gourreau.**
223 p., 1974 ..... 85,00 F

Les arbres et arbrisseaux acclimatés en région méditerranéenne française. Catalogue commenté, par **P. Augé, P. Allemand, R. Hamès.**
144 p., 1973 ..... 58,85 F

Colloque sur l'ovogenèse et la folliculogenèse, Nouzilly, 14-16 déc. 1972.
258 p., 1973 ..... 120,00 F

Protoplastes et fusion de cellules somatiques végétales, Versailles, 11-15 septembre 1972. Coédition I. N. R. A.-C. N. R. S.
549 p., 1973 ..... 160,50 F

Recherches acridiennes à Madagascar.
262 p., 1972 ..... 80,00 F

IVe Conférence du groupe international d'étude des virus et des maladies à virus de la vigne, Colmar 16-18 juin 1970.
211 p., 1972 ..... 60,00 F

Les demandes d'abonnements et les commandes doivent être adressées au Service des Publications de l'Institut national de la Recherche agronomique, route de Saint-Cyr, 78000 Versailles.
Règlement : par chèque bancaire à l'ordre du Régisseur des Publications de l'I. N. R. A., par virement postal à son compte courant : 9064-43 Paris, sans mentionner d'adresse, ou par bons U. N. E. S. C. O.
Les demandes peuvent être souscrites également par l'intermédiaire des libraires dans les conditions habituelles.

Ann. Zool.-Écol. anim., 1976, **8** (3).

TABLE DES MATIÈRES

L. Bonnemaison. — Action de l'effet de groupe et de deux analogues de l'hormone juvénile sur *Brevicoryne brassicae* L. (*Homoptères, Aphididae*) 289

D. Mugniery. — Établissement d'un modèle de dynamique de population d'*Heterodera pallida* stone : applications à un cas pratique de lutte intégrée..... 315

J.-L. Rivière. — Les effets secondaires des pesticides agricoles : I. — Action de quelques fongicides sur le développement et la fécondité de *Blattella germanica* L..... 331

Sylvie Derridj. — Influence de la température pendant la culture de la variété de pomme de terre Kennebec (*Solanum tubreosum* L.) sur la biologie du doryphore (*Leptinotarsa decemlineata* say-Coléoptère-*Chrysomelidae*) au laboratoire..... 339

COLLOQUE FRANCO-TCHÉCOSLOVAQUE

L'Influence des facteurs de l'environnement sur le déclenchement et la levée de la diapause chez les insectes et particulièrement chez les aphidiphages

Prague, 3-9 juin 1974

Suzel Fuzeau-Braesch et S. Ismail. — La diapause d'une espèce univoltine : *Gryllus campestris* L. (Orthop.) : facteurs externes et programmation..... 349

J. Voegele. — La diapause et l'hétérogénéité du développement chez les Aelia (*Heteroptera, Pentatomidae*) et les Trichogrammes (*Hymenoptera, Trichogrammatidae*)..... 367

M. Poras. — Influence de la photopériode et de la température sur quelques aspects de la diapause imaginale chez les femelles de *Tetrix undulata* (sow.) (*Orthoptère, Tetrigidae*) 373

G. Iperti. — La diapause imaginale chez les *Coccinellidae*..... 381

I. Novak. — Quelques relations existant entre diapause et migration chez *Autographa gamma* L. et quelques autres espèces de Noctuelles..... 389

M. Canard. — La diapause chez *Chrysopa perla* (L.) (*Neuroptera Chrysopidae*). Induction et élimination dans des conditions naturelles et expérimentales..... 383

I. Hodek. — Modification de la sensibilité à la photopériode au cours de la diapause et après pour trois espèces d'insectes..... 405

A. Honěk. — Maintien et disparition de la coloration hivernale chez *Chrysopa carnea* : rapports avec le déroulement de la diapause (*Neur. Chrysop.*)..... 411

R. G. Abou-Elela, M. Verdier. — Préparation et poursuite de l'hibernation larvaire du Pyrgomorphe en Provence..... 417

M. Verdier. — Notes sur la double hibernation de *Pezotettix giornai* rossi (Acrid. Catantop.) 429

Contents, see at the end of the issue

Les Annales de Zoologie - Écologie animale figurent dans Current Contents

I. N. 6. 036. 023. 5